BIOMETRISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUR PHYLOGENIE VON HAPLOPHRAGMIUM UND TRIPLASIA (FORAM.) AUS DER TIEFEREN UNTERKREIDE NORDWESTDEUTSCHLANDS

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Dipl.-Geol. HANS-DIETRICH GERHARDT

Berlin 1962

1964

BIOMETRISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUR PHYLOGENIE VON HAPLOPHRAGMIUM UND TRIPLASIA (FORAM.) AUS DER TIEFEREN UNTERKREIDE NORDWESTDEUTSCHLANDS

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Dipl.-Geol. HANS-DIETRICH GERHARDT

Berlin 1962

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Estratto dal
Bollettino della Società Paleontologica Italiana
Vol. 2, n. 2, 1963

SOCIETÀ TIPOGRAFICA EDITRICE MODENESE — MODENA

Tag der mündlichen Prüfung: 27.7.1962

1. Referent: Prof. Dr. Max Richter

2. Referent: Prof. Dr. Walter G. Kühne

Tag der Promotion: 29. Juli 1964

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548907_0050

Bollettino della Società Paleontologica Italiana - Vol. 2, n. 2, 1963, pp. 9-74, tav. 2-4, 23 figg. testo.

Biometrische Untersuchungen zur Phylogenie von *Haplophragmium* und *Triplasia* (Foram.) aus der tieferen Unterkreide Nordwestdeutschlands

H. Gerhardt

Geologisches Institut der Universität
Münster Westf.

(manoscritto ricevuto il 10 febbraio 1963)

ABSTRACT — The present publication deals with the taxonomy and phylogeny of the species Haplophragmium subaequale *(Mjatliuk 1939),* Triplasia pseudoroemeri *Bartenstein and Brand 1951, and* Triplasia georgsdorfensis *(Bartenstein and Brand 1949) from the lower part of the Lower Cretaceous in North Western Germany.* Triplasia pseudoroemeri *includes the invalid* « Flabellammina stadthageni *Bartenstein and Brand 1951* » *and* « Tetraplasia quadrata *Bartenstein and Brand 1951* », *while* « Tetraplasia georgsdorfensis *Bartenstein and Brand* 1949 », « Triplasia emslandensis *Bartenstein and Brand 1951* » *and* « Triplasia acuta (*Bartenstein and Brand 1951) Loeblich and Tappan 1952* » *are synonymous with* Triplasia georgsdorfensis, *based on the current study and according to the principles of nomenclature.*

The marine origin of the Lituolids studied was the Lower Saxon Basin in North Western Germany, the extension of which is given in fig. 1 (a: Valanginian less than 50 m thick, b: Valangian 50-150 m thick, c: Valanginian more than 150 m thick, continuous line: extension of the Hauterivian strata, broken line: border of the Hauterivian supposed). Most of these foraminifera were found in either the Emsland (western part of the basin) or in the gulf of Braunschweig (eastern part of the basin). Both regions were coastal areas having shallow seas with many islands and submarine elevations. The benthonic Haplophragmium *and* Triplasia *lived on muddy clay and marl. Singly, now and then and for some time, isolated populations came into existence in different areas. The evolution of the foraminifera studied took place in the transition from the Valanginian to the Hauterivian. This lasted approximately from the Astierian to the middle of the* noricum-*zone, and the sediments in question represented a time-interval of* 800.000-900.000 *years. Moreover samples are considered from the Valanginian of the Swiss Jura, the transition Valanginian-Hauterivian of the Rhône-valley, from the Hauterivian and Barremian of Algeria, and from the Barremian of Trinidad.*

To elucidate the phylogeny, several characteristics of the foraminifera were studied biometrically and statistically with regard to their variation. 40 populations with collectively about 4300 individuals of Haplophragmium *and triangular forms of* Triplasia *from the Emsland and the area round Hannover were measured in respect of the degree of indentation and of length and breadth (according to the number of chambers). The values of cross-section, compiled to population-curves, make up the base of further studies. For the illustration of the phylogenetical relation between the chronologically arranged populations, the parameters of the population curves — especially mean and standard deviation — are compared with each other.*

The results of the studies are summarized as follows (see fig. 22 and 23; horizontically: degree of indentation, vertically: time scale): From the species Haplophragmium subaequale, *persisting from the Middle Dogger to the Hauterivian, the triangular* Triplasia *branches off in the high Upper Valanginian, existing as* Triplasia pseudoroemeri *up to the top of the Valanginian, where it dies out. Probably this branch was always in genetical connection with the root-group of* Haplophragmium. *Ca* 100.000-200.000 *years before the beginning of the Hauterivian the more developed and deeper indented* Triplasia georgsdorfensis *branches off from* Triplasia pseudoroemeri, *becoming an independent line in the Lower Hauterivian or even earlier. It is then no longer in genetical connection with the primitive* Haplophragmium.

The species extends to the Upper Hauterivian, and outside of North Western Germany (in Algeria and Trinidad) even into the Barremian.

Parallel with the indentation some other characteristics of the foraminifera change. The average number of chambers and the average size of the test grow in correlation with the indentation of the chambers. The increase is little, but statistically evident (see tab. 18 for the number of chambers and tab 19 for the size). Likewise changes in the suture are evident. It is relatively straight in the primitive Haplophragmium, *but curved or angular in the progressive* Triplasia. *In contrast four other characteristics change without correlation with the evolution of the group studied:*

1) the ratio length/breadth of the tests,
2) the increase of the breadth in the course of the ontogeny,
3) the depth of the suture, and
4) the disposition of the aperture.

These four «neutral» characteristics vary without correlation, forming different « test shapes », which have no meaning in the evolution of the studied Triplasiae, *examined.*

In the phylogeny of the Haplophragmium-Triplasia-*group studied, one observes a continuous transition from one species to the other and from one genus to the other. The phyletic transition has its origin in a selection coefficient, being very small according to a calculation on the base of the studied material ($2 \cdot 10^{-5}$). The evolution is not perfectly uniform, but at times accelerated or slowed down and even a short reversion of trend does occur (see fig. 15). The main causes of these « random fluctuations » are:*

1) changes of the conditions of the selection owing to temporary changes in environment;
2) special evolutions caused by isolation as a result of
   a) random losses of mutations, and;
   b) different conditions of selection;
   so locally separated populations of the same age can have a different level of evolution. Studied populations from different, isolated localities will possibly simulate fluctuations in the total evolution, caused by these topographically conditioned special evolutions;
3) migrations of populations, in consequence of which an area is inhabited in succession by different and differently evolved populations, the subsequent one being possibly more primitive than the former;
4) modifications as consequence of the influence of the environment;
5) physical and chemical effects on the dead tests;
6) secondary mixture of populations: Each sample comprises a certain thickness of layer, which represents an interval of possibly several thousand years; curves with two or more culminations, and curves without a distinct culmination can be interpreted by considering these facts.

In addition to the « normal forms » flat tests with only two edges (« Flabellammina stadthageni ») *came into existence in the Valanginian, but they remained genetically connected with* Haplophragmium subaequale *and* Triplasia pseudoroemeri. *They form an important portion (maximal* $\frac{1}{3}$ *of the* Haplophragmium- *and* Triplasia-*populations in Stadthagen (west of Hannover, S in fig. 1), and may be regarded as a species* in statu nascendi, *but they were suppressed by the better adapted* Triplasia georgsdorfensis *before having been successful in forming a species by themselves. Moreover quadrangular tests came into existence, rare in fact, but turning up again and again* (« Tetraplasia »); *they also were not successful in developing independent branches. The flat and quadrangular varieties must be regarded as aberrations, a condition found in other species of* Triplasia. *A connection of cylindrical, flat, triangular and quadrangular forms is also known from more remote groups of foraminifera, e.g. from the uniserial Lagenids.*

The present observation shows, that the evolution of the Haplophragmium-Triplasia-*group with its branches, special forms and aberrations, may be regarded as the evolution of a form-pool. This lasts collectively in the course of its phylogenetical history, but develops again and again single branches of morphologically distinct forms, which partly loose the genetical connection with the main stem and exist for a limited time only to eventually become extinct. A model for the complicated origin of a species is desribed in the present publication.*

RIASSUNTO — Il presente lavoro tratta della tassonomia e filogenesi delle specie Haplophragmium subaequale (*Mjatliuk 1939*), Triplasia pseudoroemeri *Bartenstein et Brand 1951,*

e Triplasia georgsdorfensis (*Bartenstein et Brand 1949*) *del Cretaceo inferiore basso della Germania nord-occidentale. Alla specie* Triplasia pseudoroemeri *vengono attribuite le specie invalide* « Flabellammina stadthageni *Bartenstein et Brand 1951* » *e* « Tetraplasia quadrata *Bartenstein et Brand 1951* ». *Le specie sinonime* « Tetraplasia georgsdorfensis *Bartenstein et Brand 1949* », Triplasia emslandensis *Bartenstein et Brand 1951* » e « Triplasia acuta (*Bartenstein et Brand 1951*) *Loeblich et Tappan 1952* » *vengono unite in* Triplasia georgsdorfensis *secondo le nostre ricerche e le regole di nomenclatura.*

L'ambiente marino di provenienza delle Lituolidi studiate era il bacino della Bassa Sassonia in Germania nord-ovest, la estensione del quale si vede nella fig. 1 (a: Valanginiano a spessore minore di 50 m, b: spessore tra 50 e 150 m, c: spessore maggiore di 150 m, *linea continua: limiti del Hauteriviano, linea interrotta: limiti incerti del Hauteriviano). La maggior parte dei foraminiferi studiati proviene dallo Emsland nella parte W e dalla baia di Braunschweig nella parte E del bacino. Tutte e due le regioni formavano litorali e mari poco profondi, molto differenziati con isole e bassofondi. Così i foraminiferi, che vivevano sul fondo argillo-marnoso, erano separati in aree definite, dove singole popolazioni, temporaneamente separate le une dalle altre, potevano evolversi. L'evoluzione del gruppo* Haplophragmium-Triplasia *si è effettuata al passaggio Valanginiano-Hauteriviano, all'incirca nel periodo tra la deposizione degli strati ad* Astieria *e la metà della zona a* Lyticoceras noricum. *I sedimenti rispettivi corrispondono a un intervallo di* 800.000.-900.000 *anni. Vengono inoltre considerati ritrovamenti di faune valanginiane nel Giura svizzero, valanginiano-hauteriviane della Valle del Rodano, hauteriviane e barremiane di Algeria, e barremiane della isola di Trinidad.*

Per la comprensione della filogenesi sono stati esaminati biometricamente e statisticamente alcuni caratteri dei foraminiferi in esame. Quaranta popolazioni, complessivamente comprendenti 4300 individui di Haplophragmium *e* Triplasia *triangolari dello Emsland e della regione di Hannover, sono state misurate circa il grado di concavità nonché lunghezza e larghezza, tenuto conto del loro numero di camere. Le misure dei diametri dei gusci applicate in curve di popolazione hanno fornito la base per altre ricerche, tanto più che anche la diagnosi della specie e del genere eseguita finora si basava su questo carattere. Per la illustrazione del rapporto filogenetico tra le popolazioni disposte cronologicamente, si confrontano i parametri delle curve di popolazione, specialmente il valore medio e la deviazione.*

I risultati delle indagini si riassumono come segue (cfr. fig. 22 e 23, orizzontale: grado di concavità, verticale: scala del tempo). Dalla specie Haplophragmium subaequale, *persistente dal Dogger medio allo Hauteriviano, si stacca nell'alto Valanginiano superiore un ramo di* triplasie *triangolari, che esiste, col nome di* Triplasia pseudoroemeri, *fino al limite superiore del Valanginiano mantenendo la connessione con il ceppo dato da* Haplophragmium. *Da queste forme di transizione si dirama, all'incirca* 100.000-200.000 *anni prima del limite Valanginiano-Hauteriviano, la più sviluppata e più concava* Triplasia georgsdorfensis. *Almeno nello Hauteriviano, questa diventa una linea indipendente senza connessioni genetiche con i primitivi* Haplophragmia. *Continua così nello Hauteriviano superiore della Germania nord-ovest e nel Barremiano dell'Algeria e di Trinidad.*

Nel corso di questo sviluppo, contemporaneamente con la incavazione dei lati delle camere, cambiano alcuni altri caratteri di questi foraminiferi: il numero medio delle camere e la grandezza media degli individui aumenta in correlazione con la incavazione delle camere. L'aumento è piccolo ma statisticamente evidente (cfr. tab. 18 per il numero delle camere e tab. 19 per la grandezza dei foraminiferi). Contemporaneamente cambia la traccia della sutura: mentre nei primitivi Haplophragmia *essa è relativamente diritta, si presenta leggermente curvata o angolare nelle progressive* Triplasiae. *Al contrario quattro altri caratteri mostrano cambiamenti che non sono in nessuna correlazione con la evoluzione del gruppo preso in esame: 1) la relazione di lunghezza e larghezza del guscio, 2) l'aumento del diametro delle camere durante l'ontogenia, 3) la profondità della incisione suturale, 4) la sistemazione della apertura. Tutti questi caratteri « neutrali » cambiano indipendentemente uno dall'altro, tanto che si formano « tipi » diversi senza rapporto evidente con lo stadio di sviluppo delle* Triplasiae.

L'evoluzione del gruppo Haplophragmium-Triplasia, *che può essere seguita attraverso* 900.000 *anni, è interessata da co-mutazioni di specie e separazioni di specie. Si osserva un passaggio graduale da una specie all'altra e da un genere all'altro. La co-mutazione filogenetica è dovuta a un vantaggio di selezione, il cui coefficiente è molto piccolo* ($2 \cdot 10^{-5}$) *come risulta da un calcolo basato sul nostro materiale. L'evoluzione non è perfettamente continua ma è accelerata o a volte rallentata, e persino può avere brevi periodi di tendenza regressiva (cfr. fig. 15). Le ragioni principali di questa oscillazione fortuita sono qui sotto indicati.*

1. *Cambiamenti delle condizioni per la selezione dovuti a cambiamenti temporanei dell'ambiente ecologico.*
2. *Evoluzione speciale a causa di isolamento provocata da*
   a) perdita fortuita di mutazioni,
   b) condizioni differenti di selezione.
   Così popolazioni coetanee ma di località separate possono avere livelli diversi della evoluzione. Se i campioni provengono da zone diverse si possono avere oscillazioni simulate della evoluzione a causa di sviluppi speciali in quelle zone.
3. *Migrazione delle popolazioni avente per effetto che la stessa zona viene abitata successivamente da popolazioni diverse e differentemente sviluppate. La più recente popolazione potrebbe essere eventualmente più primitiva delle precedenti.*
4. *Modificazioni causate da influenza diretta dell'ambiente.*
5. *Influenze fisiche e chimiche concernenti le tanatocenosi e i gusci sedimentati.*
6. *Mescolamento secondario di popolazioni: ogni campione comprende un certo spessore del sedimento che potrebbe corrispondere a qualche migliaio d'anni. Curve miste a due e più di due apici nonché curve di variazione senza culminazione spiccata possono essere dovute a questo fatto.*

Oltre alle « forme normali » si sviluppano nel Valanginiano gusci compressi a due spigoli (« Flabellammina stadthageni ») *che sono connessi geneticamente con* Haplophragmium subaequale *e* Triplasia pseudoroemeri. *Nei dintorni di Stadthagen (ad W di Hannover, S in fig. 1) queste rappresentano una parte importante (fino a* $\frac{1}{3}$ *) delle popolazioni a* Haplophragmium-Triplasia, *e possono essere considerate come specie* in statu nascendi. *Prima che esse potessero evolversi al punto da dar luogo a una specie indipendente esse vennero rimpiazzate dalle meglio adatte* Triplasia georgsdorfensis. *Oltracciò appare nel Valanginiano e Hauteriviano raramente ma ripetutamente una nuova forma mutativa quadrangulare* (« Tetraplasia »), *ma anche essa non riesce a diventare un ramo indipendente. Le variazioni compresse e quadrangolari si considerano aberrazioni. Tali sviluppi sono descritti per molte delle altre specie di* Triplasia. *Simili rapporti tra forme cilindriche, biangolari, triangolari e quadrangolari appaiono anche in altri gruppi di foraminiferi, tra i quali i Lagenidi uniseriali.*

Da tutte queste osservazioni ne viene che la evoluzione del gruppo Haplophragmium-Triplasia *con le sue diramazioni, forme speciali e aberrazioni può essere ritenuta la evoluzione di una moltitudine di forme. Questa moltitudine persiste nella sua entità nel corso della sua filogenesi, ma sviluppa via via rami separati di forme morfologicamente distinte, che in parte perdono il legame genetico con la linea principale, poi esistono per un periodo limitato e si spengono. È descritto nel lavoro presente un modello per l'insorgenza di una specie.*

L'A. ringrazia il Consiglio della Società Paleontologica Italiana, che ha accettato di pubblicare il presente lavoro nella sua stesura originale.

EINLEITUNG

Die morphologische Ähnlichkeit der plump gebauten dreikantigen *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951 aus dem höchsten Ober-Valendis Nordwestdeutschlands und der ebenfalls dreikantigen, an den Gehäuseseiten jedoch stärker eingedellten *Triplasia georgsdorfensis* (Bartenstein & Brand 1949) aus dem Unter-Hauterive legte den Gedanken nahe, diese beiden Triplasia-Arten auf ihre Verwandtschaft hin zu untersuchen. Reichlich vorhandenes Material — vor allem aus den Bohrungen der Ölfelder Georgsdorf und Lehrte — ermöglichte die Anwendung variationsstatistischer Methoden und damit eine erfolgversprechende Bearbeitung dieses Problems. Im Verlauf der Untersuchungen erwies es sich als notwendig, auch *Haplophragmium subaequale* (Mjatliuk 1939) in die Bearbeitung mit einzubeziehen. Das Ergebnis der Untersuchungen bestätigte die vermutete Verwandtschaft zwischen den beiden *Triplasia*-Arten und zeigte überdies, daß auch die systematisch und morphologisch scheinbar weiter voneinander entfernten Arten *Haplophragmium subaequale* und *Triplasia pseudoroemeri* nicht nur auf das engste zusammengehören, sondern sogar unmittelbar auseinander hervorgegangen sind.

Während *Haplophragmium subaequale* 1939 unter ihrem gültigen Namen von Mjatliuk beschrieben wurde, sind die hier besprochenen Triplasien schon früher — wenn auch ohne Artbezeichnung — erwähnt worden: 1934 bildete Eichenberg ein « *Haplophragmium sp.* » mit einer dreikantigen Endkammer aus dem Ober-Hauterive ab und beschrieb es kurz, was als erste Erwähnung einer Neokom-*Triplasia* gelten kann; da es sich hierbei jedoch um eine Jugendform handelt, bleibt die genaue Artzugehörigkeit dieses Exemplars fraglich. Ferner wies Wicher (1938, S. 14) erstmalig auf den Leitwert der *Triplasia georgsdorfensis* hin, als er über « eine *Triplasia* » aus dem Unter-Hauterive schrieb: « . . . sie ist heute — wenn sie erfaßt wird — von ganz besonderer stratigraphischer Bedeutung für einen ganz bestimmten Teil der Noricum-Schichten ».

Das Thema überließ mir Frau Dr. B. Lutze-Grabert (Hannover) in Übereinstimmung mit Herrn Prof. Dr. F. Bettenstaedt (Hannover) und auf eine Anregung von Herrn Prof. Dr. M. Richter (Berlin). Für wertvolle Beratung, Anleitung und vielseitige Unterstützung bin ich Herrn Prof. Dr. F. Bettenstaedt zu größtem Dank verpflichtet. Ebenso möchte ich an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. M. Richter, herzlich danken, der mir durch stete Förderung und Unterstützung den Fortgang und Abschluß meines Studiums ermöglicht hat und dessen Hilfe und Vermittlung wesentlich zur Durchführung dieser Arbeit beitrugen. Frau Dr. B. Lutze-Grabert war mir bei der Beschaffung von Literatur und Belegexemplaren behilflich und hat mir durch viele nützliche Hinweise die Durchführung der Arbeit erleichtert; ihr sei an dieser Stelle mein herzlicher Dank für ihre Hilfe und Unterstützung sowie für die Überlassung dieser phylogenetischen Arbeit ausgesprochen. Besonderen Dank schulde ich ferner Herrn Prof. Dr. W. G. Kühne (Berlin), der mir stets mit Rat und Tat zur Seite stand. Der Preußischen Bergwerks- und Hütten-Aktiengesellschaft (Hannover) danke ich für die Möglichkeit, unter Benutzung der technischen Einrichtungen und Archive der Gesellschaft das vorliegende Fossilmaterial zu bearbeiten. Herr Dr. K. Rödiger (Hannover) beriet mich bei der Auswertung elektrischer Bohrlochsmessungen sowie bei der Herstellung der paläogeographischen Karte Nordwestdeutschlands; Herr Dr. H. Bartenstein (Celle) stellte mir Belegmaterial zur Verfügung; beiden Herren möchte ich hier ebenfalls meinen besten Dank aussprechen. Herr K. Oppermann führte in dankenswerter Weise die Fotoarbeiten für die vorliegende Veröffentlichung aus.

Das Belegmaterial zu dieser Arbeit wird im Archiv der Preußischen Bergwerks- und Hütten-Aktiengesellschaft (Hannover) aufbewahrt.

A. PALÄOGEOGRAPHIE UND VERBREITUNG DER ARTEN

Die untersuchten Foraminiferen entstammen den Unterkreide-Ablagerungen des Niedersächsischen Beckens in Nordwestdeutschland. Dieser Meeresraum erstreckte sich vom deutsch-holländischen Grenzgebiet im Westen bis in die Gegend von Hannover-Braunschweig und griff im Norden auf die Pompeckj'sche Scholle über; im Süden wurde er durch eine Küstenlinie begrenzt, die südlich von Bentheim und Osnabrück bis etwa Hildesheim verlief (vgl. Abb. 1). In dieser Ausdehnung bestand das Niedersächsische Becken bereits seit dem obersten Jura und wurde erst mit der Oberalb- und Cenoman-Transgression wieder in ein umfangreicheres Meeresgebiet einbezogen. Während der marinen Unterkreide wurden hier die mächtigsten Schichten in Deutschland abgelagert; sie erreichten bis zu 1500 m Dicke (Grabert 1959, S. 17; Bartenstein & Bettenstaedt 1962, S. 235). Zur Zeit des Ober-Valendis und Unter-Hauterive waren jedoch Meeresausdehnung und wohl auch Meerestiefe noch relativ gering; besonders die Pompeckj'sche Scholle und der Küstenbereich wurden von zahlreichen Untiefen und Inseln

durchsetzt, die sich vorwiegend über den Salzstöcken ausgebildet hatten (vgl. Bettenstaedt & Dietz 1957, S. 490).

Das Niedersächsische Becken wird von zwei Gebieten begrenzt, die durch ihre Erdölvorkommen bekannt geworden sind, dem Emsland im Westen und der Braunschweiger Bucht im Osten. Aus diesen beiden Arealen stammt auch die Hauptmasse der hier untersuchten Foraminiferen. Das Emsland bildet

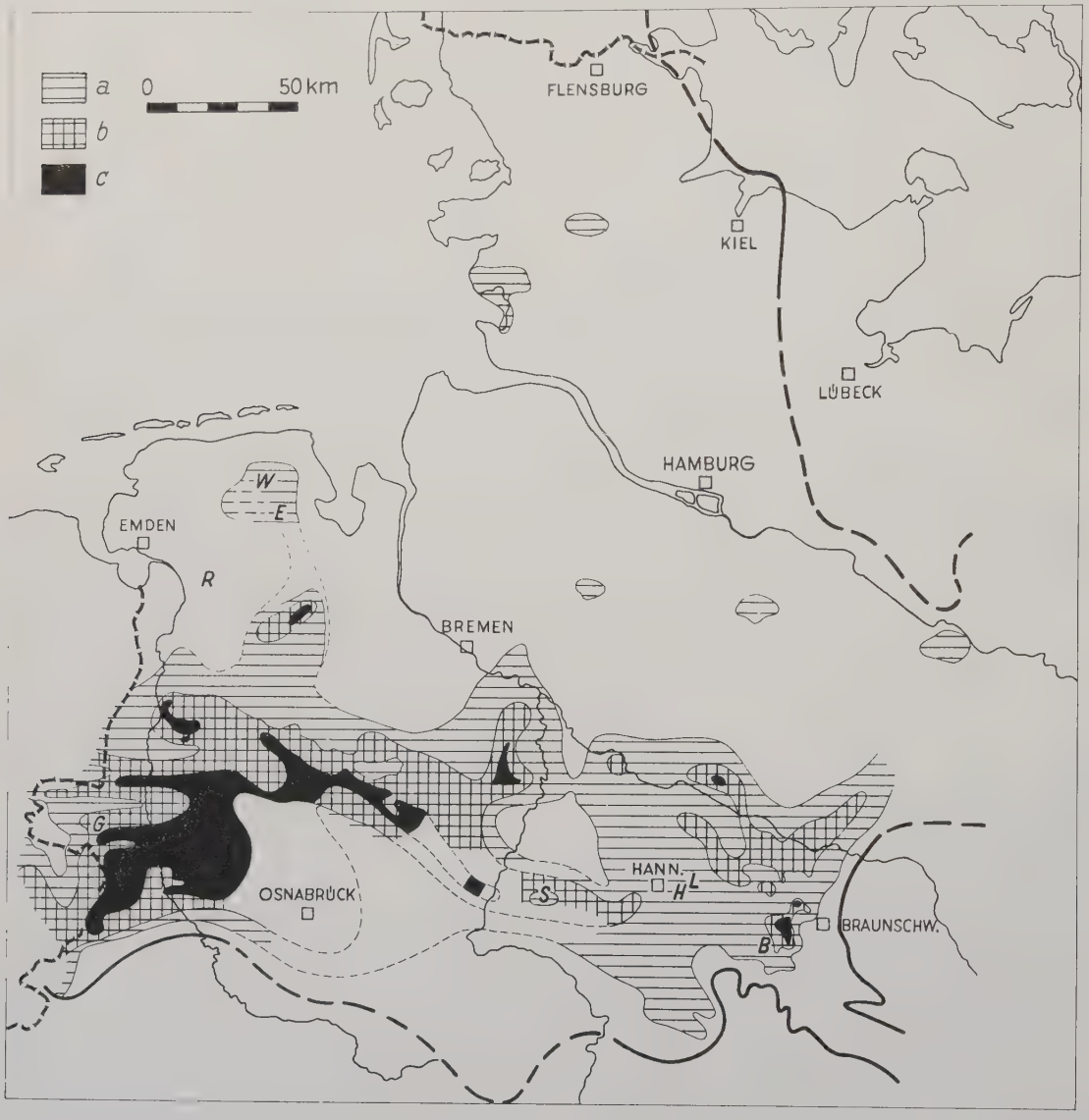

Abb. 1

Verbreitung des Valendis und Hauterive in Nordwestdeutschland: a) Valendis unter 50 m mächtig; b) Valendis 50 - 150 m mächttig; c) Valendis über 150 m mächtig; durchgehende Linie: Begrenzung des Hauterive; unterbrochene Line: Begrenzung des Hauterive vermutet. Fundpunkte: B = Broistedt, E = Etzel, G = Georgsdorf, H = Höver, L = Lehrte, R = Rhaude, S = Stadthagen, W = Wittmund. Die Karte wurde zusammengestellt nach Bettenstaedt & Dietz (1957); Bettenstaedt & Wicher (1943); Brinkmann (1954); Bubnoff (1935); Dahlgrün (1926); Deecke (1949); Heermann (1949); Kehrer-Schad (1949); Keller (1953); Kraiss (1949); Riedel (1938, 1941); Roll (1949); Schlüter (1949); O. Schmidt (1949); Seitz (1949); Weber (1949); Wolburg (1953).

nach Wolburg (1953) zur Zeit des Valendis ein Küsten- und Flachmeergebiet von großer Differenziertheit. Der Beckenrand selbst ähnelte wahrscheinlich unserer heutigen Nordseeküste. Flußläufe transportierten große Mengen Sand und Ton in das durch Landvorsprünge reich gegliederte Küstengebiet. Untermeerische Schwellen teilten das Flachmeer in verschiedene Schüttungsbezirke auf; periodische Vertikalschwankungen verursachten einen ständigen Wechsel in der Sedimentation. Im Unter-Hauterive veränderte sich das Bild nur wenig; auch zu dieser Zeit muß wieder eine relativ geringe Wassertiefe angenommen werden. Langsame Absenkungen ermöglichten jedoch dem sich allmählich vertiefenden Meer ein Vordringen nach Süden und Westen. Wichtig für die folgenden Betrachtungen ist die Tatsache, daß die auf tonig-mergeligen Schlammböden benthonisch lebenden Foraminiferen in dem buchten- und beckenreichen Gebiet des Emslandes auf verschiedene Verbreitungsräume beschränkt waren, wo sie einzelne, voneinander getrennte Populationen ausbildeten. Diese machten Sonderentwicklungen durch und wurden überdies durch die sich ständig ändernde Topographie und Ökologie des Meeresbodens zu Arealverschiebungen und Wanderungen veranlaßt.

Die Verhältnisse in der Braunschweiger Bucht ähnelten in vieler Hinsicht denen im Emsland. Auch hier finden wir ein reich gegliedertes Meeresgebiet vor, umgeben von unruhigen Küsten mit Landvorsprüngen, Buchten und vorgelagerten Inseln, das ständigen Oszillationen unterworfen war. Zwar kam es im obersten Valendis und Unter-Hauterive zu einer Ingression des Meeres aus dem Westen, die der Braunschweiger Bucht insgesamt normale marine Verhältnisse brachte, aber es muß auch noch zu dieser Zeit ein in Becken und Schwellen reich gegliedertes Meeresgebiet angenommen werden. Dieses bot den Triplasien ähnliche Bedingungen wie das Emsland und verursachte auch hier eine Aufgliederung in eine große Anzahl getrennter Populationen mit eigenen Sonderausbildungen. Gefördert wurden diese Entwicklungen außerdem durch Küstennähe und Strömungsreichtum, worauf Bettenstaedt & Dietz (1957, S. 478) hingewiesen haben: « Im Unterhauterive von Lehrte ist die Mikrofauna in den Schlämmrückständen häufig von weißlichen Muschelresten völlig überdeckt. Diese Beobachtung deutet nach den bisherigen Erfahrungen auf strömungsreiches und etwas flacheres Wasser als im Beckeninnern . . . ».

Die Evolution der untersuchten Triplasien läuft im Grenzbereich Valendis/Hauterive ab, etwa von den Astierien-Schichten bis in die Mitte der *noricum*-Zone. Die in Frage kommenden Ablagerungen sind im Bereich des Ölfeldes Georgsdorf ungefähr 35, im Gebiet von Hannover-Braunschweig rund 23 m mächtig. Legt man mit Bettenstaedt (1962) für die Unterkreide eine durchschnittliche Ablagerungsdauer von 650.000 Jahren pro Ammoniten-Zone zugrunde, so repräsentieren die entsprechenden Schichten einen Zeitabschnitt von 800.000 - 900.000 Jahren.

Die hier durchgeführten Untersuchungen legen den Schluß nahe, daß das Niedersächsische Becken das Entstehungszentrum der *Triplasia georgsdorfensis* darstellt. Tatsächlich sind aus anderen Gebieten nur spärliche Funde dieser Art bekannt. Andererseits muß berücksichtigt werden, daß der Raum um Hannover-Braunschweig sowie das Emsland besonders gründlich bearbeitet wurden; es ist durchaus möglich, daß Parallelentwicklungen auch in anderen Gebieten stattgefunden haben. Zur Ergänzung der Schilderung des nordwestdeutschen Raumes seien daher hier noch kurz diejenigen weiteren Vorkommen aufgeführt, von denen bisher *Triplasia pseudoroemeri* oder *Tr. georgsdorfensis* bekannt geworden sind:

1. Bartenstein & Burri (1954) geben Funde von *Triplasia pseudoroemeri* und *Tr. georgsdorfensis* für das Valanginien des schweizerischen Faltenjuras an.

2. Im Rhône-Tal treten ancestrale Formen von *Triplasia georgsdorfensis* an der Grenze Valendis/Hauterive auf.

3. Aus Algerien beschreibt Sigal (1952) « *Frankeina djaffaensis* » aus dem Hauterive und Barrême, die mit den nordwestdeutschen Triplasien wohl synonym ist, ihrer primitiven morphologischen Ausbildung wegen jedoch besondere Beachtung verdient.

4. Von Trinidad bilden Bartenstein, Bettenstaedt & Bolli (1957) progressive Exemplare von *Triplasia georgsdorfensis* aus dem Barrême ab; die Art persistiert also hier ebenso wie in Algerien länger als im Niedersächsischen Becken.

Auf die Bedeutung dieser Funde und auf ihre Beziehungen zu den untersuchten nordwestdeutschen Populationen wird im Kapitel E näher eingegangen.

B. TAXIONOMIE

Zu der vorliegenden Arbeit wurden 40 stratigraphisch horizontierte *Haplophragmium-* und *Triplasia*-Populationen mit fast 5000 Individuen näher untersucht. Durch die große Zahl der vorhandenen Exemplare konnte die Evolution dieser Lituoliden-Gruppe für den bearbeiteten Zeitabschnitt geklärt werden. Aus dem Materialreichtum ergaben sich jedoch besondere Fragen für die systematische Behandlung, da die Abgrenzung der Arten durch die in jeder größeren Population vorhandenen Extremvarianten problematisch wird. Wie in Kap. C näher ausgeführt, wurden die zu untersuchenden Gehäuse vermessen, und aus jeder Probe wurde eine Häufigkeitskurve hergestellt. Würde man nun die einzelnen Formen allein nach ihrer Morphologie taxionomisch einordnen, so träte häufig der Fall ein, daß zwei oder sogar alle drei « Arten » — *Haplophragmium subaequale, Triplasia pseudoroemeri* und *Triplasia georgsdorfensis* — einer gemeinsamen, eingipfeligen Häufigkeitskurve angehörten. Da eine solche Kurve eine zusammengehörige Population darstellt, müßte man daraus den Schluß ziehen, daß die drei Arten untereinander kreuzbar gewesen wären. Das widerspräche jedoch der Definition einer Art. Die Lösung dieser Unstimmigkeit ist nur möglich durch die Anwendung der « Neuen Systematik », deren Wesen und deren Unterschied zu der in der Paläontologie immer noch weitgehend gebräuchlichen älteren systematischen Methode hier kurz an einem Beispiel erläutert werden soll (vgl. Bettenstaedt 1952, S. 286; 1958, S. 118 und Simpson 1953).

In Abb. 2 sind fünf stratigraphisch übereinanderliegende *Haplophragmium-* und *Triplasia*-Populationen in Form von Variationskurven abgebildet, die eine vereinfachte Darstellung der Evolution dieser Foraminiferen-Gruppe wiedergeben. *Haplophragmium subaequale* (Gruppe I in Abb. 2) umfaßt die Eindellungsmaße von 80 bis etwa 100, *Triplasia pseudoroemeri* erstreckt sich von 60 bis 80 (Gruppe II) und *Triplasia georgsdorfensis* von 40 bis 60 (Gruppe III). Triplasien mit Eindellungswerten von weniger als 40 (Gruppe IV) müßten der invaliden Unterart « *Triplasia emslandensis acuta* » zugerechnet werden, die jedoch entsprechend der neuen Systematik nicht abgetrennt werden kann. Wenn man die taxionomische Zuordnung für jedes Individuum einzeln vornähme, müßten die Populationen, wie bereits erwähnt, in mehrere, untereinander kreuzbare « Arten » oder Gattungen aufgeteilt werden. Außerdem könnte der Fall eintreten, daß die Nachkommen eines Gamonten verschiedenen Arten zugerechnet werden müßten und daß sogar ein einzelnes Individuum während verschiedener Altersperioden unterschiedliche Arten bzw. Gattungen durchliefe. Die neue Systematik umgeht diese Schwierigkeiten dadurch, daß sie die taxionomischen Grenzen nicht vertikal, sondern horizontal legt. Die Hauptmasse der in einer Population vertretenen Exemplare bestimmt die Artzugehörigkeit der ganzen Population; die jenseits der « vertikalen Grenzen » liegenden Individuen werden als Extremvarianten betrachtet und derjenigen Art zugerechnet, die durch die Mehrheit charakterisiert wird (vgl. Bartenstein & Brand 1951, S. 308). Praktisch wird man — mit den in Kap. C diskutierten Einschränkungen — den Mittelwert der Variationskurve

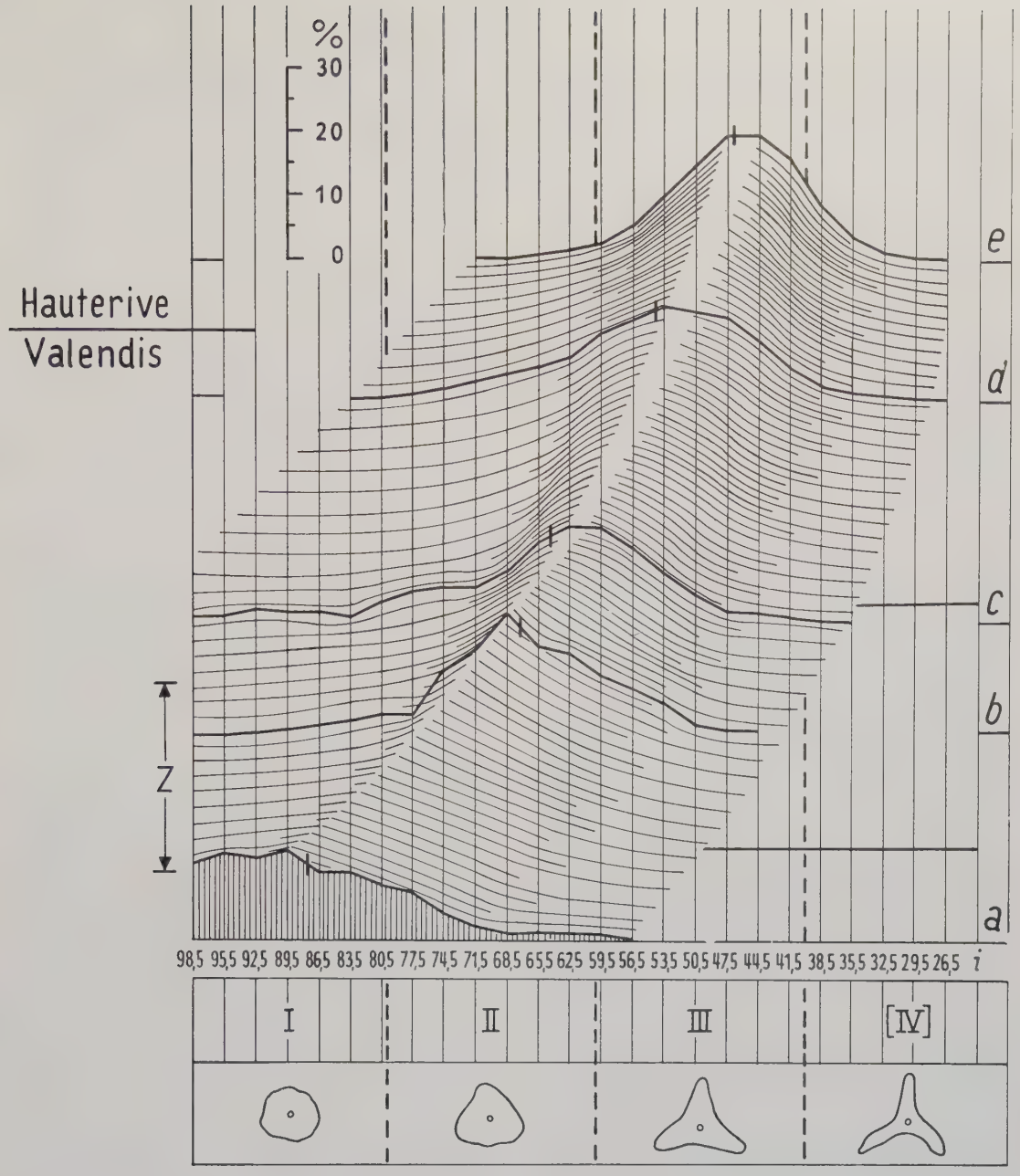

Abb. 2

Vereinfachte Darstellung der phylogenetischen Entwicklung von *Haplophragmium subaequale* zu *Triplasia georgsdorfensis* mit Hilfe von fünf ausgewählten Populationskurven. Auf der Abszisse ist das Eindellungsmaß der Gehäusequerschnitte dargestellt: Setzt man den größten Abstand vom Gehäusemittelpunkt zur Gehäusewand = 100, so wird der kleinste entsprechende Abstand als Prozentzahl dazu ausgedrückt; das Gehäuse ist also um so stärker eingedellt, je kleiner der angegebene Prozentwert ist (vgl. Kap. C, besonders Abb. 4). Die ancestralen, im Querschnitt runden *Haplophragmium*-Typen stehen links, die progressiven, stark eingedellten Triplasien rechts auf der Abszisse. Auf der Ordinate ist die prozentuale Häufigkeit der Exemplare pro Eindellungsmaß aufgetragen (vgl. Kap. C); die Variationskurven sind nach ihrer stratigraphischen Aufeinanderfolge geordnet. Die entsprechenden Populationen stammen aus den Ölfeldern Lehrte, Höver und Georgsdorf sowie aus der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen: Kurve a entspricht Kurve c in Abb. 14, b=Kurve c in Abb. 18, c=Kurve e in Abb. 18, d=Kurve c Abb. 11, e=Kurve a in Abb. 17 Z: etwa 100.000 Jahre. Zur Darstellungsart vgl. Trevisan (1949) (nach Simpson 1953, S. 387). Weitere Erläuterungen siehe Text.

zur Artbestimmung benutzen: Die Population wird derjenigen Art zugerechnet, in deren Bereich der Mittelwert fällt. Die Mittelwerte der Kurven in Abb. 2 sind durch kleine vertikale Striche gekennzeichnet. Eine solche Einteilung der vorhandenen Formengemeinschaften in Arten ist zwar ebenfalls künstlich — wie jede Systematisierung überhaupt —, doch ergeben sich hier bei weitem nicht so unnatürliche Widersprüche wie bei einer « vertikalen » taxionomischen Aufgliederung nach der alten Systematik.

Zum Schluß sei auf den Einwand eingegangen, daß Einzelfunde nach der neuen Systematik nicht mehr taxionomisch erfaßbar wären, da deren systematische Einordnung hier nur aufgrund ganzer Populationen vorgenommen werden könnte. Demgegenüber ist zu bedenken, daß die Artzugehörigkeit einer Population durch das Häufigkeitsmaximum einer Variationskurve bestimmt wird; die Wahrscheinlichkeit, daß ein Einzelfund dem Bereich der größten Häufigkeit angehört, ist wesentlich größer als diejenige, daß es sich dabei um die Extremvariante einer Population handelt. Man kann also auch Einzelfunde mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit taxionomisch richtig einordnen, und diese Wahrscheinlichkeit der richtigen Zuordnung wächst mit der Zahl der in einer Probe aufgefundenen und berücksichtigten Exemplare einer Art. (Hierzu siehe Grabert 1959, S. 45; Bettenstaedt 1960, S. 64-65).

Die durch die variationsstatischen Untersuchungen festgestellten phylogenetischen Beziehungen der *Haplophragmium*- und *Triplasia*-Populationen machen eine ergänzende Beschreibung der einzelnen Arten notwendig. Zuvor soll jedoch kurz auf die Ontogenie der bearbeiteten Foraminiferen-Gruppe eingegangen werden, da die entsprechenden Beobachtungen für alle drei Arten zugleich zutreffen.

Die Gehäuse beginnen, wie Dünnschliffe gezeigt haben, mit einem nahezu kugelförmigen Proloculus, an dem seitlich die zweite kleine Kammer angewachsen ist (vgl. Taf. 3, Fig. 4). Die folgende dritte Kammer sitzt häufig noch einmal exzentrisch. Diese zwei bzw. drei Anfangskammern bilden die Spira. Es gibt seltene Ausnahmefälle, bei denen bereits die zweite Kammer zentral aufgewachsen ist; hier liegt nur ein Proloculus ohne Spira vor. Gleichfalls selten ist die Ausbildung von mehr als zwei exzentrisch ausgerichteten Folgekammern nach dem Proloculus.

Die Kammergröße nimmt von der Initialkammer bis zur Endkammer kontinuierlich zu. Charakteristisch für die Spiralkammern ist also nicht deren Größe, sondern allein ihre Lage. Ebenso besteht der starke Größenunterschied zwischen der Endkammer und den anderen Wachstumsstadien nur scheinbar. Wie Dünnschliffe und Bruchstücke gezeigt haben, beginnt jede neue Kammer an der breitesten Stelle der vorhergehenden oder unmittelbar darüber; der sich verjüngende obere Teil der eingebauten Kammern ist also nicht mehr sichtbar. Diese erscheinen daher von außen wesentlich kleiner, als sie in Wirklichkeit sind. Die Endkammer ist zwar wie jede andere Kammer größer als ihre Vorgängerin, jedoch entspricht diese Größenzunahme der der anderen Wachstumsstadien.

Grundsätzlich kann nicht entschieden werden, ob ein *Haplophragmium* oder eine *Triplasia* ihre ontogenetische Entwicklung beendet hat. Bei den primitiven *Haplophragmium*-Populationen können bis zu 50% der beobachteten Exemplare nur eine Kammer im geraden Gehäuseteil ausgebildet haben, bei den flachen, zweikantigen Varianten liegt der Prozentsatz z.T. noch etwas höher. Nie sinkt der Anteil der einkammerigen Exemplare jedoch unter 10%. Sobald die Foraminifere die erste Kammer im geraden Gehäuseteil ausgebildet hat, muß sie daher u.U. schon als adult angesehen werden. Beim weiteren Wachstum wird das Gehäuse nun, wie variationsstatistische Untersuchungen an dreikantigen Exemplaren erwiesen haben, von Kammer zu Kammer progressiver, d.h. die Gehäuseseiten werden bei jeder neuen Kammer stärker eingedellt als bei der vorhergehenden. Die Differenz in der Progressivität

ist am stärksten zwischen der ersten und zweiten Kammer. Von da an werden die Unterschiede von Wachstumsstadium zu Wachstumsstadium geringer; die letzten Kammern unterscheiden sich in Bezug auf den Gehäusequerschnitt schließlich nur noch unwesentlich voneinander.

Genus Haplophragmium Reuss 1860.
Haplophragmium subaequale (Mjatliuk 1939).

Taf. 3, Fig. 5, 6; Taf. 4, Fig. 3a-c; Fig. 1, 2, 8, 9 auf Taf. 2 sind ancestrale Etremvarianten von *Triplasia pseudoroemeri,* die morphologisch *Haplophragmium subaequale* entsprechen.

Haplophragmium aequale (Roemer, 1841). — Bartenstein & Brand 1937, Lias und Dogger, S. 187, Taf. 12 A Fig. 24; Taf. 13 Fig. 25 a - b; Taf. 14 A Fig. 9 a - b; Taf. 14 B Fig. 20 a - b; Taf. 15 A Fig. 42.

Haplophragmium D 11. — Hecht 1938, Unterkreide, Taf. 18 b Fig. 92 - 97. Hierzu Nomenklator von Bartenstein (1952 b, S. 177): *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand pars: Fig. 92. — *Haplophragmium suprajurassicum* (Schwager) pars: Fig. 93-97 = *Haplophragmium D 11.*

* *Ammobaculites subaequalis* nov. sp. — Mjatliuk 1939, Ober-Jura und Unterkreide, Mittl. Wolga, S. 44, Taf. 2 Fig. 19-20.

. *Haplophragmium subaequale* Mjatliuk 1939. — Bartenstein & Brand 1951, Valendis, S. 273, Taf. 3 Fig. 62-64.

Haplophragmium subaequale (Mjatliuk 1939). — Lutze 1960, Callovien und Oxfordien, S. 439, Taf. 26 Fig. 3, 4, 7, 9, 15; Taf. 27 Fig. 3.

Beschreibung — (Mjatliuk 1939, S. 44, nach der Übersetzung in Bartenstein & Brand 1951, S. 273) « Gehäuse verlängert, etwas verbogen, spiralig im Anfangsstadium und gerade im späteren Stadium, an den Seiten zusammengedrückt. In der Spirale sind 3 deutlich erkennbare, hervortretende Kammern zu unterscheiden, die am peripheren Ende abgerundet sind. Die 4. Kammer erreicht in ihrer Breite den Durchmesser der Spirale. Sie verschließt die Anfangskammern der Spira und erscheint als erste Kammer des geraden Gehäuseteils. Die 3-6 Kammern des gestreckten Gehäuseteils sind sehr breit, niedrig und ausgebeult. Die letzte Kammer übertrifft die vorhergehenden in ihrer Höhe um das Doppelte. Im Querschnitt hat sie fast kreisrunde Form. Die Nähte sind eingetieft. Die letzte Kammer ist ausgezogen in der Form eines nicht gerade hohen Hälschens, an dessen Ende die runde große Öffnung liegt. Die Wandung ist sandig, mittelkörnig ».

Bemerkung — (Bartenstein & Brand 1951, S. 273) « Die Beschreibung Mjatliuk's muß dahingehend ergänzt werden, daß die Gehäuse in Gestalt und Kammerbau durchaus variieren können. Sehr oft ist der Querschnitt kreisrund, das Wachstum gerade, die Kammerzahl der Spirale nur 2 (deren Anordnung nebeneinander — Fig. 63, 64 — oder auch noch unregelmäßiger — Fig. 62 — erfolgen kann), die Mündung länglich, der Wandungsbau gröber-agglutiniert. Auch ist die Kammerfolge des gestreckten Teils oft noch recht unregelmäßig (Fig. 62).

Unentwickelte Gehäuse (Fig. 63), die im Sediment nicht selten auftreten, sind nicht immer einwandfrei unserer Art zuzuordnen. Sie haben z.B. Ähnlichkeit mit Jugendformen von *Triplasia sp.* (Eichenberg 1934, Hauterive, Taf. 17 Fig. 2), die bestenfalls durch eine Kantenbildung der jüngsten Kammer ihre Gattungszugehörigkeit ahnen lassen. Auch *Thurammina D 2* bei Hecht, 1938 (Taf. 24 Fig. 119), scheint nach Überprüfung des Originals hierher zu gehören.

Unsere Art ist ein Vorläufer des auf Ober-Hauterive bis Barrême beschränkten *Haplophragmium aequale* (Roemer) und ihm in den wichtigsten Gehäusemerkmalen recht ähnlich, doch ist sie noch einfacher gebaut, kleiner, weniger variationsreich und stratigraphisch deutlich getrennt von dem hochent-

falteten, jüngeren *Haplophragmium aequale* (Roemer). — Länge: 1,4 mm (Fig. 62). »

Die Beschreibung Mjatliuks und die Bemerkungen von Bartenstein & Brand (1951) werden für die untersuchten Populationen aus dem Ober-Valendis Nordwestdeutschlands in Bezug auf die Variabilität der Gehäuse wie folgt ergänzt:

1) Gehäuseform. *Haplophragmium subaequale* ist im Querschnitt rund, zeigt jedoch fast immer deutliche Unregelmäßigkeiten im Umfang, die bis zur Ausbildung eines sehr plumpen, dreieckigen Querschnitts gehen können; in Ausnahmefällen läßt sich die Tendenz zur Bildung vierkantiger oder flacher Gehäuse feststellen. (Vgl. Taf. 3 Fig. 6; Taf. 4 Fig. 3a-4b; 4a, b ist eine primitive Extremvariante aus einer *Triplasia pseudoroemeri*-Population, die morphologisch gleichartigen Bildungen bei Haplophragmien entspricht.) Extremvarianten von *Haplophragmium*-Populationen zeigen dreieckige bzw. in seltenen Fällen viereckige oder längliche Gehäusequerschnitte, die denen von *Triplasia pseudoroemeri* oder — ganz selten — von sehr primitiven *Triplasia georgsdorfensis*-Exemplaren gleichen. Diese Extremvarianten können von den *Haplophragmium*-Populationen nicht getrennt werden, da sie mit ihnen durch gleitende Übergänge verbunden sind.

In metrischen Daten wiedergegeben lautet die Beschreibung des Gehäusequerschnitts von *Haplophragmium subaequale* (vgl. Kap. C, besonders Abb. 4, sowie Abb. 2): Die Mittelwerte der Populationen liegen im Bereich von i = 80-100, überschreiten praktisch jedoch nicht den Wert i = 95. Extremvarianten treten bis i = 60, in seltenen Ausnahmefällen bis i = 55 auf. Vierkantige Exemplare sind bei dieser Zusammenstellung nicht berücksichtigt, sie entsprechen jedoch in Bezug auf das Maß der Eindellung der Gehäuseseiten den dreikantigen Individuen der betreffenden Population.

2) Kammerzahl. Hierunter ist die Anzahl der Kammern im geraden Gehäuseteil über den nebeneinanderliegenden Anfangskammern bzw. über der Spira zu verstehen. Die durchschnittliche Kammerzahl der Art beträgt bei den untersuchten Populationen 1,90. Im Mittel sind 35% einkammerige, 45% zweikammerige und etwa 15% dreikammerige Individuen vorhanden. Gehäuse mit vier Kammern sind sehr selten; fünfkammerige Exemplare werden mit weniger als 1% Häufigkeit angetroffen.

3) Länge und Breite. Die maximale Länge der *Haplophragmium*-Gehäuse beträgt im allgemeinen 1,20 bis 1,50 mm. Das längste überhaupt gemessene Exemplar stellte mit 1,81 mm Länge einen ausgesprochenen Sonderfall dar. Die Länge der dreikammerigen Gehäuse schwankt zwischen 0,80 und 1,30 mm; der Maximalwert wurde jedoch in ganz seltenen Fällen noch überschritten (bis 1,50 mm). Die durchschnittliche Länge der dreikammerigen Individuen beträgt etwa 1 mm; sie schwankt bei den verschiedenen Populationen zwischen 0,96 und 1,06 mm, nur in einem Ausnahmefall betrug sie wesentlich mehr (1,26 mm).

Die Breite der Individuen aus dem Ölfeld Lehrte schwankt zwischen 0,25 und 0,70 mm; die Exemplare aus der Ziegeleigrube bei Stadthagen sind durchschnittlich etwas breiter (0,40-0,70 mm).

4) Spira. Der Anfangsteil der Gehäuse besteht in Durchschnitt aus zwei bis drei nebeneinanderliegenden Anfangskammern; zuweilen treten jedoch auch Gehäuse auf, bei denen äußerlich nur eine große Anfangskammer zu erkennen ist. Deutlich ausgeprägte Spira-Ausbildungen werden relativ selten angetroffen; die Spira wird dann von vier, in Ausnahmefällen von fünf kreis- oder halbkreisförmig angeordneten Anfangskammern gebildet. Der Prozentsatz der verschiedenen Ausbildungen des Anfangsteils der Gehäuse kann in den einzelnen Verbreitungsgebieten etwas wechseln.

Beziehung — Die vorliegenden Formen stehen morphologish zwischen *Haplophragmium subaequale* (Mjatliuk 1939) und *Haplophragmium aequale* (Roemer 1841). Sie bil-

den durchschnittlich etwas weniger Kammern aus als die bei Mjatliuk und bei Lutze (1960) beschriebenen Gehäuse, sind aber andererseits von *Haplophragmium aequale* durch die geringere Größe deutlich getrennt. Da die hier untersuchten Gehäuse sich der Beschreibung Mjatliuks — abgesehen von ihrer durchschnittlich geringeren Kammerzahl — ohne weiteres zuordnen lassen und überdies an die bei Bartenstein & Brand 1951 als *Haplophragmium subaequale* abgebildeten Exemplare eindeutig angeschlossen werden können, sind sie dieser Art zugerechnet worden.

Der von Bartenstein (1952 c) vorgenommenen Eingliederung von *Haplophragmium subaequale* in « *Haplophragmium suprajurassicum* Schwager 1865 » kann jedoch in Übereinstimmung mit Seibold (1956) und Lutze (1960) nicht zugestimmt werden, da die von Schwager aufgestellte Art eine stark entwickelte Spira aufweist und daher der Gattung *Ammobaculites* zugerechnet werden muß.

Unter den sechs von Hecht (1938) abgebildeten Exemplaren (« *Haplophragmium D 11* » aus der Probe H 26) befindet sich eins, das seiner Morphologie nach *Triplasia pseudoroemeri* zugerechnet werden müßte (Taf. 18b Fig. 92). Im Nomenklator von Bartenstein (1952 b) ist dieses Exemplar dementsprechend von den anderen Haplophragmien als « *Triplasia pseudoroemeri* » abgetrennt worden. Hecht selbst hat jedoch alle sechs Individuen zu einer Art zusammengefaßt, und auch nach unseren Erfahrungen muß angenommen werden, daß es sich bei den sechs Formen um eine einheitliche Population handelt. Das plump-dreieckige Exemplar ist daher als progressive Extremvariante der *Haplophragmium*-Population aus der Probe H 26 anzusehen.

Bettenstaedt & Wicher (1943) beschreiben einen « *Ammobaculites sp.* » aus Volkensen (Meßtischblatt 2722, Elsdorf), der nach den Angaben der Verfasser vermutlich dem marinen Valendis entstammt. Es handelt sich bei dieser Art um Gehäuse, für die « eine dreieckig abgeplattete Endkammer (mit Lochmündung) charakteristisch ist »; es dürfte also hier wohl *Haplophragmium subaequale* mit Tendenz zu *Triplasia pseudoroemeri* vorliegen. Ein weiterer « *Ammobaculites sp.* » wird in derselben Veröffentlichung aus dem Valendis von Etzel (Meßtischblatt 2513, Neustadtgödens) aufgeführt, der als « großwüchsig, mit bis zu 0,4 mm großen Quarzeinschlüssen » beschrieben wird. Herr Prof. Dr. Bettenstaedt stellte nach Vergleich mit einer *Haplophragmium subaequale*-Population aus der *noricum*-Zone der Bohrung Wittmund 1 (Meßtischblatt 2412, Wittmund) die Identität der Formen aus Wittmund mit denen von Etzel fest. Einige Exemplare aus Wittmund entwickeln ebenfalls eine plumpdreieckige Endkammer, sind jedoch trotzdem eindeutig den Haplophragmien zuzurechnen. Es mag sich bei diesen letzten beiden Funden um eine besondere Ausbidungsform von *Haplophragmium subaequale* handeln; ob der abweichende gröbere Wandungsbau nur modifikative oder auch genetische Ursachen hat, läßt sich an Hand dieser zwei ostfriesischen Vorkommen nicht entscheiden.

Vorkommen — (Bartenstein & Brand 1951, S. 273) « Mittlerer Dogger (Coronaten-Schichten) bis Unter-Hauterive (Bivirgatus-Schichten); Ober-Valendis 3 und 4 meist selten. Mjatliuk beschreibt sie aus der unteren Wolga-Stufe (mit *Perisphinctes bleicheri* und *panderi*) der mittleren Wolga (Obschiy Syrt). »

Die Art tritt im höheren Ober-Valendis (Astierien- bis Arnoldien-Schichten) in der Braunschweiger Bucht sowie bei Stadthagen stellenweise häufig auf (10-70 Exemplare pro cm^3 Rückstand); seltene Vorkommen auch in der *noricum*-Zone sind aus dem Emsland und aus Ostfriesland bekannt.

Material — Etwa 1100 Exemplare aus dem höheren Ober-Valendis (Astierien- bis Arnoldien-Schichten) und der *noricum*-Zone der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen (Meßtischblatt 3621, Stadthagen) und aus Bohrungen der Ölfelder Lehrte (Meßtischblatt 3625, Lehrte), Georgsdorf (Meßtisch-

blatt 3408, Wietmarschen) und aus der Bohrung Wittmund 1 (Meßtischblatt 2412, Wittmund); davon wurden 910 Individuen vermessen und statistisch bearbeitet.

Genus Triplasia Reuss 1854.
Triplasia pseudoroemeri Bartenstein & Brand 1951.

Taf. 2, Fig. 1-5, 8-12; Taf. 3, Fig. 1 a-c, 4, 7-11, 13 a, b; Taf. 4, Fig. 4a, b, 6.

* *Triplasia pseudoroemeri* n. sp. — Bartenstein & Brand 1951, Valendis, S. 274, Taf. 3 Fig. 69; Taf. 13 Fig. 362.

. *Tetraplasia quadrata* n. sp. — Bartenstein & Brand 1951, Valendis, S. 275, Taf. 3 Fig. 72.

. *Flabellammina stadthageni* n. sp. — Bartenstein & Brand 1951, Valendis, S. 269, Taf. 1 Fig. 27, 28.

. *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand. — Leoblich & Tappan 1952, Triplasia, S. 15, Taf. 2 Fig. 1 a - 4 b.

Diagnose — (Neufassung) Eine Art der Gattung *Triplasia* mit konvexen bis flachen Seitenflächen und zwei, drei oder vier stark abgestumpften Kanten.

Beschreibung — (Bartenstein & Brand 1951, S. 274) « Gehäuse frei, gleichmäßig breit, ohne Spira, mit dicker Anfangskammer, dreikantig mit konvexen bis geraden (und in dem jüngsten Gehäuseteil bisweilen auch schwach konkaven) Seiten und stumpf abgerundeten Kanten, wenigen, breiter als hohen Kammern (nur die Endkammer ist höher als breit) und leicht geschwungenen, schwach vertieften Nähten. Wandung feinsandig agglutinierend mit wenigen gröberen Komponenten. Endkammer schwach zugespitzt zu der länglichen Mündung, die etwas exzentrisch sitzt ».

Bemerkung — Zu *Triplasia pseudoroemeri* werden neben der von Bartenstein & Brand (1951) unter diesem Namen beschriebenen dreikantigen Form auch die vierkantige « *Tetraplasia quadrata* » und die flache « *Flabellammina stadthageni* » gestellt. Die Zusammenfassung von *Triplasia pseudoroemeri* und « *Tetraplasia quadrata* » zu einer Art geschieht in Übereinstimmung mit Loeblich & Tappan (1952) und Ziegler (1959). Loeblich & Tappan schreiben dazu (S. 16): « The triangular and quadrate specimens referred to above are similar in having an abortive coil of two large, inflated, adjacent chambers at the base, followed by the angular later chambers with nearly flat sides and broadly rounded angles, and a moderately produced, rounded aperture . . . » Zusätzlich zu diesen Bemerkungen sei hier noch folgendes zur Begründung der taxionomischen Vereinheitlichung der beiden Formen aufgeführt:

1) Es sind Übergangsbildungen zwischen beiden Formen vorhanden;

2) Der Eindellungsgrad der « Tetraplasien» ist unterschiedlich, entspricht jedoch stets dem der dreikantigen Triplasien, mit denen sie gemeinsam auftreten. Die vierkantigen Gehäuse bilden im allgemeinen weniger als 1% der untersuchten *Triplasia*-Populationen.

Aus beiden Beobachtungen geht hervor, daß es sich bei den vierkantigen Triplasien nicht um eine selbständige Art oder Gattung handelt, sondern um selten auftretende Varianten (Aberrationen) der dreikantigen Normalform von *Triplasia pseudoroemeri*.

Die Zusammenfassung der Gattungen *Triplasia* und « *Flabellammina* » zu *Triplasia* geschieht in Übereinstimmung mit Ziegler (1959). Die Bearbeitung der *Triplasia pseudoroemeri*-Populationen hat gezeigt, daß die flache « *Flabellammina stadthageni* » so häufig durch Übergänge und Zwischenformen mit der dreikantigen « Normalform » verbunden ist, daß eine Abtrennung als eigene Art oder Gattung nicht gerechtfertigt erscheint (vgl. Taf. 3 Fig. 8-11, 13 a, b; Taf. 4 Fig. 6).

Hieraus ergibt sich, daß *Triplasia pseudoroemeri* neben der normalen dreikantigen

Form auch vierkantige Aberrationen und zweikantige Varianten entwickelt; die drei Ausbildungen stellen trotz ihrer morphologischen Verschiedenartigkeit zusammen eine einzige Art dar. Die einzelnen Gehäuseformen und ihre Übergangsbildungen werden im folgenden gesondert besprochen.

I. *Dreikantige Ausbildungsform.*

1) Gehäuseform. Die Seiten der dreikantigen *Triplasia pseudoroemeri* sind flach oder schwach konvex, die Kanten plump abgerundet. Extremvarianten verbinden diese Unterart sowohl mit *Haplophragmium subaequale* als auch mit *Triplasia georgsdorfensis*. Die Gehäuseseiten können so konvex werden, daß die Dreiecksform im Querschnitt kaum noch wahrnehmbar ist; entsprechende Extremvarianten gleichen in allen Merkmalen *Haplophragmium subaequale* (vgl. Taf. 2 Fig. 1, 2, 8, 9). Andererseits kommen auch Varianten mit stark eingedellten Gehäuseseiten und relativ stark ausgeprägten Kanten vor, die in ihrem Habitus *Triplasia georgsdorfensis* gleichen (vgl. Taf. 2 Fig. 5, 12). In metrischen Daten ausgedrückt lautet die Beschreibung des Gehäuse-Querschnitts der dreikantigen Formen (vgl. Kap. C, besonders Abb. 4, sowie Abb. 2): Die Mittelwerte der Populationen liegen im Bereich von i=60-80. Primitive Extremvarianten werden noch bei i = 99 (fast rund im Querschnitt) gefunden; progressive Vertreter dieser Art werden bis zum Wert i = 50 und in seltenen Fällen sogar bis i = 40 angetroffen.

2) Kammerzahl. Die Zahl der im geraden Gehäuseteil aufeinander folgenden Kammern beträgt im Durchschnitt 2,25; im Mittel sind 40% zweikammerige sowie je 25% ein- und dreikammerige Exemplare vorhanden. Die vierkammerigen Gehäuse machen im Durchschnitt ungefähr 10% aus, sind jedoch nicht in allen Populationen vertreten. Individuen mit mehr als vier Kammern im geraden Gehäuseteil wurden nur sehr selten, solche mit mehr als fünf Kammern außerordentlich selten (unter 1 %) angetroffen.

3) Länge und Breite. Die maximale Länge der Gehäuse liegt bei den meisten Populationen zwischen 1,30 und 1,55 mm. Das längste gemessene Exemplar überstieg mit 2,12 mm diese durchschnittlichen Maximalwerte noch beträchtlich. Dreikammerige Individuen haben eine Länge von 0,75-1,45 mm; das längste dreikammerige Exemplar maß 1,54 mm. Die durchschnittliche Länge der dreikammerigen Gehäuse beträgt etwas über 1 mm; sie schwankt bei den verschiedenen Populationen zwischen 0,95 und 1,15 mm und erreichte in einem Falle den Wert 1,22 mm.

Die Breite der Gehäuse schwankt zwischen 0,30 und 0,75 mm.

4) Spira. Bemerkung von Bartenstein & Brand (1951, S. 274): « Die ältesten Kammern sind bisweilen etwas unregelmäßig aneinandergereiht und deuten damit den Beginn der spiralen Einrollung an. Eine echte Spiralbildung ist äußerlich nicht sichtbar . . . » Dazu ist noch folgendes zu bemerken: Der Anfangsteil der Gehäuse wird im allgemeinen von zwei bis drei nebeneinanderliegenden Kammern gebildet. Zuweilen werden Exemplare gefunden, bei denen äußerlich nur eine Anfangskammer zu erkennen ist. Spira-Ausbildungen mit vier — in Ausnahmefällen mit fünf — kreis- oder halbkreisförmig angeordneten Anfangskammern werden relativ selten angetroffen. Der Prozentsatz der verschiedenen Ausbildungen des Anfangsteils der Gehäuse kann von einem Verbreitungsgebiet zum anderen etwas wechseln.

II. *Vierkantige Ausbildungsform.*

Beschreibung von Bartenstein & Brand (1951, S. 275) zu « *Tetraplasia quadrata* »: « Gehäuse frei, gleichmäßig breit, ohne Spira, an deren Stelle die ältesten Kammern etwas unregelmäßig aneinandergereiht sind, Seiten

nur ganz schwach konkav, Kanten breit abgerundet, Querschnitt daher angenähert rechteckig. Kammern breiter als hoch, nur die Endkammer an Höhe zunehmend, Nähte schwach vertieft und leicht geschwungen, Gehäuse unten breit gerundet, oben schwach zugespitzt mit der Andeutung eines Mündungsröhrchens und ± runder Mündung. Wandungen fein- bis mittelsandig agglutiniert. Der Gehäuse-Querschnitt zeigt breitere und schmälere Seiten ».

Diese Formen sind sehr selten; sie bilden in *Triplasia pseudoroemeri*-Populationen weniger als 1% der Exemplare. Übergänge zu der dreikantigen « Normalausbildung » wurden mehrfach beobachtet; sie beginnen im allgemeinen als dreikantige Formen und gehen im Laufe ihrer Ontogenie in vierkantige Gehäuse über, doch wurde — wenn auch seltener — der umgekehrte Weg der Entwicklung ebenfalls beobachtet. Auf Untersuchungen zur Variabilität mußte wegen der geringen Zahl der aufgefundenen Exemplare verzichtet werden.

III. *Zweikantige, flache Ausbildungsform* (vgl. Taf. 3 Fig. 1 a-c).

Beschreibung von Bartenstein & Brand (1951, S. 269) zu « *Flabellammina stadthageni* »: « Gehäuse frei, kräftig, Spirale nur schwach angedeutet (spiraler Anfangsteil meist erst nach Aufhellung sichtbar), Folgekammern nur wenig zahlreich (selten mehr als 2-3). Kein bedeutendes Breitenwachstum, Nähte schwach vertieft, Kanten gerundet, jüngste Kammer röhrenförmig zur runden oder ± länglichen Mündung zugespitzt. Kammern bedeutend breiter als hoch, Wandungen meist feinsandig-agglutiniert. »

Wie oben bereits erwähnt, sind die zweikantigen Gehäuseformen häufig durch Übergangsbildungen mit den dreikantigen und vierkantigen Varianten verbunden. Unter ihnen sind zwei Gruppen zu unterscheiden:

a) Formen, die zwar drei durchgehende Kanten ausgebildet haben, von denen eine jedoch schwächer ist als die beiden anderen, so daß im Querschnitt ein gleichschenkliges, nicht aber ein gleichseitiges Dreieck entsteht. Hier findet man alle Übergänge von fast völlig flachen Bildungen mit einer nur leichten Andeutung der dritten Kante bis zu normalen Triplasien mit drei fast gleichstark ausgebildeten Kanten (vgl. Taf. 3 Fig. 8-11).

b) Etwas seltener, aber auffälliger sind Triplasien, die im Laufe ihrer ontogenetischen Entwicklung ihren Formentyp wechseln. Es werden dabei zwei verschiedene Möglichkeiten verwirklicht: Entweder teilt sich eine der beiden Kanten auf und bildet auf diese Weise zwei neue Kanten, so daß eine im Querschnitt dreieckige *Triplasia* entsteht, oder auf einer ursprünglich flachen Form setzt unvermittelt eine dritte Kante ein; der zweite Weg wird bei weitem häufiger beschritten. Überdies ist — wenn auch seltener — der umgekehrte Gang der Entwicklung ebenfalls zu beobachten, also der Wechsel von einem dreikantigen Wachstumsstadium zu einem zweikantigen (vgl. Taf. 3 Fig. 13a, b). Schließlich kommen auch direkte Übergänge von zweikantigen zu vierkantigen *Triplasia*-Formen vor. In einem Falle konnte sogar der Wechsel von einer zweikantigen über eine vierkantige zu einer dreikantigen Form beobachtet werden, der so in ausgezeichneter Weise den engen Zusammenhang der drei in einem einzigen Exemplar vereinigten « Gattungen » aufzeigt (vgl. Taf. 4 Fig. 6).

Derartige Übergangsbildungen werden — im Gegensatz zu den völlig flach ausgebildeten Formen — in jeder Population gefunden und nehmen mindestens 10%, meistens jedoch mehr (bis zu 35%) der Gesamtzahl der in der Population vorhandenen Exemplare ein. Entsprechend der geringen Anzahl der vierkantigen Triplasien trifft man Übergangsbildungen, die von den flachen Formen direkt zu jenen vermitteln, nur außerordentlich selten an; sie sind jedoch vorhanden und konnten hin und wieder beobachtet werden.

Im übrigen wird die Beschreibung von Bartenstein & Brand für die zweikantigen Varianten wie folgt ergänzt:

1) Der zahlenmäßige Anteil der flachen Varianten von *Triplasia pseudoroemeri* macht bis zu 35% der Populationen aus, doch können diese Formen auch vollkommen fehlen. Stets vorhanden sind jedoch Übergangsbildungen, die zwischen dreikantigen und flachen Triplasien vermitteln; ihr Anteil an der Gesamtpopulation beträgt bis zu einem Drittel.

2) Die durchschnittliche Kammerzahl der flachen *Triplasia pseudoroemeri* und ihrer Übergänge zu den dreikantigen Formen liegt mit etwa 2 etwas unter der der dreikantigen « Normalform »; sie schwankt geringfügig von Population zu Population und beträgt mindestens 1,6, höchstens 2,3 Kammern. Im Mittel werden diese Formen aus je etwa 35% ein- und zweikammerigen Exemplaren gebildet, der Anteil der dreikammerigen Individuen beträgt im Durchschnitt 18%, während die vier und fünfkammerigen Formen dieser Varianten nur mit wenigen Prozenten vertreten sind.

3) Die Länge der flachen, zweikammerigen Gehäuse schwankt zwischen 0,80 und 1,60 mm; ihre Durchschnittslänge liegt bei den verschiedenen Populationen zwischen 1,00 und 1,30 mm. Die größten überhaupt beobachteten Exemplare maßen bis zu 1,90 mm; in einem Ausnahmefall wurde sogar ein 2,03 mm langes Exemplar gefunden.

4) Der Gehäusequerschnitt zeigt alle Übergänge von fast ganz runden bis zu vollkommen flachen Ausbildungen (vgl. Taf. 3 Fig. 5-8; Fig. 5 und 6 entstammen *Haplophragmium*-Populationen). Setzt man die größte Länge im Querschnitt (a)=100% und berechnet den entsprechenden kleinsten Durchmesser (b) als Prozentzahl dazu (vgl. Abb. 3), so zeigen die flachsten Formen etwa einen Querschnittsindex von 40%.

5) Eine regelrechte Spira mit vier oder maximal fünf kreis- oder halbkreisförmig angeordneten Anfangskammern wird sehr selten ausgebildet; meistens liegen zwei, zuweilen auch drei kleine Anfangskammern nebeneinander, ehe der gerade Teil des Gehäuses beginnt. Zuweilen trifft man auf ein Exemplar, bei dem nur eine einzige Anfangskammer mit Sicherheit zu erkennen ist.

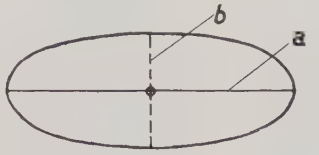

Abb. 3
Querschnitt einer zweikantigen *Triplasia pseudoroemeri*. a = längster Durchmesser, b = kürzester Durchmesser.

Vorkommen — Die Art tritt im hohen Ober-Valendis (Astierien- bis Arnoldien-Schichten) im Niedersächsischen Becken stellenweise häufig auf; außerdem im Ober-Valendis des schweizerischen Faltenjuras (Bartenstein & Burri 1954).

Material — Ungefähr 1420 Exemplare aus den Ölfeldern Lehrte und Georgsdorf sowie aus der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen; von ihnen wurden 1160 Individuen vermessen und statistisch untersucht.

Triplasia georgsdorfensis (Bartenstein & Brand 1949).

Taf. 2, Fig. 6, 7, 13-15; Taf. 3, Fig. 2a, b, 3a, b, 12, 14, 15; Taf. 4, Fig. 1, 2a, b, 5, 7.

Haplophragmium murchisoni Reuss 1891 pars. — Beissel 1891, Aachener Kreide, S. 15, Taf. 4 Fig. 2, 5, 9.

* *Tetraplasia georgsdorfensis* Bartenstein & Brand n. sp. — Bartenstein and Brand 1949, Lower Cretaceous, S. 672, Abb. 9a, b.

. *Triplasia emslandensis emslandensis* n. sp. n. subsp. — Bartenstein & Brand 1951, Valendis, S. 274, Taf. 3 Fig. 65-67.

. *Triplasia emslandensis acuta* n. sp. n. subsp. — Bartenstein & Brand 1951, Valendis, S. 274, Taf. 3 Fig. 68.

. *Tetraplasia georgsdorfensis* Bartenstein & Brand. — Bartenstein & Brand 1951, Valendis, S. 275, Taf. 3 Fig. 70-71.

. *Triplasia georgsdorfensis* (Bartenstein and Brand). — Loeblich & Tappan 1952, *Triplasia,* S. 12, Taf. 1 Fig. 17a-21b.

. *Triplasia acuta* Bartenstein and Brand. — Loeblich & Tappan 1952, *Triplasia,* S. 12, Taf. 2 Fig. 6a, b.

? *Frankeina diaffaensis* n. sp. — Sigal 1952, Crétacé, S. 15, Abb. 8.

. *Triplasia emslandensis emslandensis* Bartenstein & Brand 1951. — Bartenstein, Bettenstaedt & Bolli 1957, Trinidad, S. 18, Taf. 1 Fig. 21a, b; Taf. 2 Fig. 25a, b.

. *Triplasia emslandensis acuta* Bartenstein & Brand 1951. — Bartenstein, Bettenstaedt & Bolli, 1957, Trinidad, S. 18, Taf. 2 Fig. 26a, b, 38.

? *Triplasia cf. emslandensis* Bartenstein & Brand 1951. — Lutze 1960,

ERLÄUTERUNGEN ZU TAFEL 2

Alle Stücke im Archiv der Preussag (Hannover).
Vergrößerung der Fig. 1-15 etwa 40:1.

Fig. 1-7 - *Triplasia pseudoroemeri* und *Triplasia georgsdorfensis* in dreikantiger Ausbildung. *Triplasia pseudoroemeri* gleicht mit ihren ancestralen Extremvarianten (Fig. 1 und 2) morphologisch der Art *Haplophragmium subaequale.*

8-15 - Aufsicht auf die Mündungen von *Triplasia pseudoroemeri* und *Triplasia georgsdorfensis* in dreikantiger Ausbildung; die Figuren zeigen den Querschnitt der Formen. Fig. 8 und 9 sind ancestrale Extremvarianten von *Triplasia pseudoroemeri,* die morphologisch der Art *Haplophragmium subaequale* gleichen.

Fig. 1 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951, ancestrale Extremvariante. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 1/60; i=98,1.

2 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951, ancestrale Extremvariante. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 23/60; i=82,3.

3 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 8/60; i=77,9.

4 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 3/60; i=69,5.

5 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951, progressive Extremvariante. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 1/60; i=52,3.

6 - *Triplasia georgsdorfensis* (Bartenstein & Brand 1949). — *Noricum*-Zone der Bohrung Georgsdorf 11, K. 553-555 m, unten; i=44,7.

7 - *Triplasia georgsdorfensis* (Bartenstein & Brand 1949), progressive Extremvariante. — *Noricum*-Zone der Bohrung Georgsdorf 11, K. 553-555 m, unten; i=34,1.

8 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951, ancestrale Extremvariante. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 23/60; i=96,8.

9 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951, ancestrale Extremvariante. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 8/60; i=88,2.

10 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 8/60; i=75,3.

11 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 3/60; i=67,3.

12 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951, progressive Extremvariante. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 3/60; i=54,7.

13 - *Triplasia georgsdorfensis* (Bartenstein & Brand 1949). — *Noricum*-Zone der Bohrung Georgsdorf 49, K. 575,6-578 m, Krone; i=44,2.

14 - *Triplasia georgsdorfensis* (Bartenstein & Brand 1949). — *Noricum*-Zone der Bohrung Georgsdorf 19, K. 400-404 m; i=40,0.

15 - *Triplasia georgsdorfensis* (Bartenstein & Brand 1949), progressive Extremvariante. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Bohrung Georgsdorf 31, K. 576,6-581,6 m, unten; i=34,2.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
1 mm.

Callovien und Oxfordien, S. 441, Taf. 27 Fig. 13.

Diagnose — (Neufassung) Eine Art der Gattung *Triplasia* mit konkaven Seitenflächen, drei oder vier dick gerundeten bis schmal zugeschärften Kanten und einer aus zwei bis vier Kammern bestehenden Spira.

Beschreibung — (Bartenstein & Brand 1949, S. 672) « Test free, elongate, regularly increasing in size. Earliest chambers rarely recognizable but planispirally coiled (often the coiled part is only suggested by the irregularity of the juvenile chambers), later chambers uncoiled, quadrangular, walls depressed with more or less rounded edges; sutures somewhat depressed. Walls rather coarsely arenaceous. Aperture terminal, central, round or somewhat elongate ».

Bemerkung — Die von Bartenstein & Brand gegebene Beschreibung bezieht sich auf den vierkantigen Holotyp von « *Tetraplasia georgsdorfensis* », die auch Holotyp und Artnamen für die später aufgestellte und mit ihr synonyme dreikantige « *Triplasia emslandensis* » liefert. Ein derartiges Vorgehen ist nach den Nomenklaturregeln unumgänglich, obwohl die dreikantigen Formen (« *Triplasia emslandensis* ») bei weitem häufiger sind und als « Normalformen » angesehen werden müssen, die nur in seltenen Ausnahmefällen vierkantige Varianten ausbilden. Die Beschreibung für « *Triplasia emslandensis emslandensis* » lautet: (Bartenstein & Brand 1951, S. 274) « Gehäuse frei, länglich-gedrungen, älteste Kammern spiral eingerollt, meist sehr dick, jüngere Kammern gestreckt, dreikantig mit konkaven Seiten und ± breit abgerundeten Kanten. Gehäuse allgemein sehr plump, gerade oder schwach gebogen wachsend, größte Breite mit der jüngsten Kammer erreicht, Mündung kreisrund oder länglich inmitten der kurzröhrenförmigen oder auch länger zugespitzten Endkammer. Nähte vertieft, Wandungen agglutiniert, mittel- bis feinkörnig. Nicht selten treten ausgewachsene Einzelkammern auf (Fig. 66), die durch besonders starke Abschnürung der Nähte und schließlich Abtrennung der Kammern gebildet und deren Zugehörigkeit zu dieser Art erwiesen sein dürfte.

Es sind 2 Formengruppen zu unterscheiden: eine Form (Fig. 67) mit dicker, aber deutlicher Spira und abgestumpfter Endkammer (Hauptverbreitung im Ober-Valendis), eine andere Form (Fig. 65) mit lang-zugespitzter Endkammer, fehlender Spira und Neigung zu Absonderung von Einzelkammern (Fig. 66; Hauptverbreitung im Unter-Hauterive) ».

Die von Bartenstein & Brand (1951, S. 274) gegebene Beschreibung der mit *Triplasia georgsdorfensis* ebenfalls synonymen « *Triplasia emslandensis acuta* » lautet: « Gehäuse frei, lang, älteste Kammern spiral eingerollt, jedoch Spira ± unsichtbar, dreikantig mit scharfen Kanten und wechselnd stark ausgehöhlten Seiten. Nähte wenig vertieft, stark geschwungen, Wandungen meist mittelkörnig bis feiner agglutiniert. Größte Breite bei geringem und gleichmäßigem Breitenwachstum im jüngsten Gehäuseteil. Endkammer oben abgestutzt, Mündung unregelmäßig länglich, auf kleinem Mündungshals sitzend». Triplasien, auf die diese Beschreibung zutrifft, wurden in den untersuchten Proben selten angetroffen, waren dann aber immer als Extremvarianten mit den *Triplasia georgsdorfensis*-Populationen unmittelbar verbunden und traten auch in den Variationskurven nie als selbständige Maxima in Erscheinung. Zwar wurden die Kurven aufgrund der Eindellung der Gehäuseseiten hergestellt, nicht aber im Hinblick auf die Kantenausbildung der Individuen. Diese steht jedoch bei den Triplasien in Korrelation mit dem Eindellungsgrad der Gehäuseseiten: Je primitiver die Exemplare gebaut sind, um so plumper sind durchschnittlich auch ihre Kanten; andererseits sind die Gehäuse im allgemeinen um so scharfkantiger, je tiefer ihre Seitenflächen eingebuchtet sind. Insofern ist das Eindellungsmaß der Gehäuseseiten gleichzeitig auch ein Maßstab für die Zuschärfung der Gehäusekanten.

ERLÄUTERUNGEN ZU TAFEL 3

Alle Stücke im Archiv der Preussag (Hannover).
Vergrößerung der Fig. 1a-3b und Fig. 5-15 etwa 40:1, Fig. 4 80:1.
Übergangsformen der Arten *Haplophragmium subaequale, Triplasia pseudoroemeri* und *Triplasia georgsdorfensis.*

Fig. 1a-c - Flache, zweikantige Ausbildung von *Triplasia pseudoroemeri.*
2a-3b - Vierkantige Formen von *Triplasia georgsdorfensis.*
4 - Anschliff von *Triplasia pseudoroemeri* (flache Ausbildungsform).
5-8 - Übergang von im Querschnitt runden zu flachen Formen; Aufsicht auf die Mündungen.
8-11 - Übergang von flachen zu dreikantigen Formen durch Ausbildung einer durchgehenden dritten Gehäusekante; Aufsicht auf die Mündungen.
12 - Übergang von dreikantiger zu vierkantiger Gehäuseausbildung.
13a, b - Übergang von dreikantiger zu zweikantiger Gehäuseausbildung.
14-15 - Übergang von vierkantigen zu dreikantigen Formen.

Fig. 1 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951, flache Gehäuseform. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 8/60;
a) Aufsicht auf die breite Seite;
b) Aufsicht auf die Schmalseite;
c) Aufsicht auf die Mündung.

2 - *Triplasia georgsdorfensis* (Bartenstein & Brand 1949), vierkantige Gehäuseform. — *Noricum*-Zone del Bohrung Georgsdorf 2, K. 458 - 465,55 m, Kopf;
a) Seitenansicht;
b) Aufsicht auf die Mündung.

3 - *Triplasia georgsdorfensis* (Bartenstein & Brand 1949), vierkantige Gehäuseform. — *Noricum*-Zone der Bohrung Georgsdorf 12, K. 503,55 - 506,1 m, oben;
a) Seitenansicht;
b) Aufsicht auf die Mündung.

4 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951, flache Gehäuseform. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 8/60; Anschliff.

5 - *Haplophragmium subaequale* (Mjatliuk 1939). — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Bohrung Lehrte 43, K. 1112,0 - 1117,0 m, Krone; i=fast 100.

6 - *Haplopragmium subaequale* (Mjatliuk 1939). — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 2/60.

7 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951, flache Gehäuseform. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 9/60.

8 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951, flache Gehäuseform. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 10/60.

9 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951, flache Gehäuseform. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 8/60.

10 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 8/60.

11 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951, progressive Extremvariante. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 11/60; i=58,0.

12 - *Triplasia georgsdorfensis* (Bartenstein & Brand 1949). — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Bohrung Georgsdorf 31, K. 576,6 - 581,6 m, unten. Übergang aus der drei- in die vierkantige Gehäuseausbildung durch Aufspaltung einer Kante.

13a, b - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Bohrung Lehrte 39, K. 1120,6 - 1122,35 m, Krone. Übergang von der drei- in die zweikantige Gehäuseausbildung durch Aussetzen einer Kante.
a) Aufsicht auf die breite Seite;
b) Aufsicht auf die Schmalseite.

14 - *Triplasia georgsdorfensis* (Bartenstein & Brand 1949). — *Noricum*-Zone der Bohrung Georgsdorf 12, K. 503,55 - 505,1 m, unten. Übergang von der vier- in die dreikantige Gehäuseausbildung durch Konvergenz zweier Kanten.

15 - *Triplasia georgsdorfensis* (Bartenstein & Brand 1949). — *Noricum*-Zone der Bohrung Georgsdorf 49, K. 575,6 - 578 m, Krone. Übergang von der vier- in die dreikantige Gehäuseausbildung durch Aussetzen einer Kante.

1 a
1 b
1 c
3 a
3 b
2 b
4
2 a
5
6
7
8
9
10
11
12
13 a
13 b
14
15
1 mm.

Die Zusammenfassung von « *Triplasia emslandensis* » und « *Tetraplasia georgsdorfensis* » (vgl. Taf. 3 Fig. 2a-3b) zu einer Art geschieht in Übereinstimmung mit Loeblich & Tappan (1952), Hagn (1953) und Ziegler (1959). Loeblich & Tappan schreiben dazu (S. 13-14): « As similar transitional forms are found in nearly every species of *Triplasia* the present writers believe the triangular and quadrangular forms to be congeneric and conspecific as well, as gradations are so frequent in the various species. Furthermore, *T. georgsdorfensis* and *T. emslandensis emslandensis* are similar in other respects, as can be seen from the figures and descriptions, and have almost identical geologic ranges, the triangular forms being somewhat more abundant, as is true of all species yet observed by the writers . . . » Ergänzend zu den Bemerkungen von Loeblich & Tappan sei hier für das bearbeitete Material noch folgendes ausgeführt:

a) Wie die beiden Autoren richtig vermutet haben, sind Übergangsformen zwischen den dreikantigen und vierkantigen Gehäusetypen vorhanden; sie treten während des untersuchten Zeitraums immer wieder auf: Dreikantige Gehäuse können am Ende ihrer Entwicklungszeit vierkantige Kammern ausbilden und umgekehrt. Die vierte Kante wird bei diesen Zwischenformen erst in der zweiten oder dritten Kammer ausgebildet und entsteht dann entweder durch zusätzliche Bildung einer weiteren Kante zwischen zwei anderen oder — in seltenen Fällen — durch Aufspaltung einer Kante in zwei neue (vgl. Taf. 3 Fig. 12). Umgekehrt entstehen dreikantige Gehäuse aus vierkantigen Triplasien ebenfalls auf den beiden vergezeichneten Wegen: Entweder setzt die vierte Kante plötzlich aus, oder sie verschwindet durch Vereinigung zweier Kanten des vierkantigen Stadiums (vgl. Taf. 3 Fig. 14, 15). Schließlich sind Formen bekannt, die als dreikantige Gehäuse beginnen, dann vierkantig werden und am Schluß wieder mit einem dreikantigen Wachstumsstadium enden (vgl. Taf. 4, Fig. 5). Überdies kommen — allerdings sehr selten — Individuen vor, die zwischen den drei « normalen » Kanten zwei weitere Auswüchse zeigen, so daß hier sogar die Entstehung fünfkantiger Triplasien angedeutet wird (vgl. Taf. 4, Fig. 7).

b) Der Eindellungsgrand der « Tetraplasien » ist unterschiedlich, entspricht jedoch dem der dreikantigen Triplasien, mit denen sie gemeinsam auftreten. Die vierkantigen Gehäuse bilden im allgemeinen 2-6% der untersuchten *Triplasia*-Populationen, doch kann dieser Prozentsatz auch etwas höher sein; andererseits können vierkantige Formen zuweilen in einer Population überhaupt fehlen.

Aus allen diesen Beobachtungen geht hervor, daß es sich bei den vierkantigen Triplasien nicht um eine selbständige Art oder Gattung handelt, sondern um selten auftretende Varianten der dreikantigen « Normalform » von *Triplasia georgsdorfensis*.

Zuweilen treten Triplasien auf, die in einem Teil ihres Gehäuses die dreikantige Normalform zeigen, daneben aber auch zweikantige Kammern ausgebildet haben. In den meisten dieser Fälle sind die ersten Wachstumsstadien flach, während erst die jüngeren Kammern die normale Dreikantigkeit entwickeln (vgl. Taf. 4 Fig. 1). Der umgekehrte Gang der ontogenetischen Entwicklung wurde nur in wenigen Ausnahmefällen beobachtet. Außerdem kommen — wenn auch selten — Übergänge von zweikantigen zu vierkantigen Gehäusen vor (vgl. Taf. 4 Fig. 2a, b). Echte flache. « *Flabellammina* »-artige Formen wurden in den untersuchten Populationen nicht gefunden, lediglich bei zwei Einzelindividuen (=0,08% der untersuchten Exemplare) war die noch sichtbare dritte Gehäusekante so schwach ausgebildet, daß eine zweikantige Form vorzuliegen schien.

Mit den Triplasien zusammen wurden vereinzelt auch Vertreter der Art *Haplophragmium subaequale* gefunden, die jedoch von den *Triplasia*-Populationen sowohl morphologisch als auch statistisch deutlich getrennt

sind und keine Übergänge mehr bilden; sie können an *Triplasia georgsdorfensis* nicht angeschlossen werden und sind daher im Unter-Hauterive taxionomisch als eigene Art zu betrachten.

Die Beschreibungen von Bartenstein & Brand werden für die untersuchten Populationen aus dem Ober-Valendis Nordwestdeutschlands in Bezug auf die Variabilität der dreikantigen Gehäuse wie folgt ergänzt.

1) Gehäuseform. *Triplasia georgsdorfensis* ist im Querschnitt dreieckig mit konkav eingedellten Dreieckseiten. Primitive Extremvarianten zeigen plumpe Dreiecksform mit geraden bis schwach konkaven Seiten; sie entsprechen im Aussehen den dreikan-

ERLÄUTERUNGEN ZU TAFEL 4

Alle Stücke im Archiv der Preussag (Hannover).
Vergrösserung etwa 40:1.
Übergangsformen der Arten *Haplophragmium subaequale*, *Triplasia pseudoroemeri* und *Triplasia georgsdorfensis*.

Fig. 1 - Übergang von flacher zu dreikantiger Gehäuseausbildung.
2 - Übergang von flacher zu vierkantiger Gehäuseausbildung.
3 - Übergang von runder zu vierkantiger Gehäuseausbildung.
4 - Übergang von runder zu flacher Gehäuseausbildung.
5 - Übergang dreikantig - vierkantig - dreikantig.
6 - Übergang flach - vierkantig - dreikantig.
7 - Bildung von Auswüchsen zwischen den Kanten.

Fig. 1 - *Triplasia georgsdorfensis* (Bartenstein & Brand 1949). — *Noricum*-Zone der Bohrung Broistedt 39 b, K. 810 - 812 m, Krone. Übergang von der zwei- in die dreikantige Gehäuseausbildung durch Einsetzen einer Kante.

2 - *Triplasia georgsdorfensis* (Bartenstein & Brand 1949). — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Bohrung Georgsdorf 31, K. 576,6 - 581,6 m, unten. Übergang von der zwei- in die vierkantige Gehäuseausbildung durch Einsetzen zweier Kanten.
a) Aufsicht auf die Schmalseite;
b) Aufsicht auf die Mündung.

3 - *Haplophragmium subaequale* (Mjatliuk 1939). — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Bohrung Lehrte 32, K. 1131,9 - 1133 m, Krone. Übergang von der zylindrischen in die vierkantige Gehäuseausbildung.
a) Seitenansicht;
b) Aufsicht auf die Mündung;
c) Aufsicht auf den Anfangsteil des Gehäuses.

4 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951, ancestrale Extremvariante. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 23/60. Übergang von der zylindrischen in die flache Gehäuseausbildung.
a) Aufsicht auf die breite Seite;
b) Aufsicht auf die Schmalseite.

5 - *Triplasia georgsdorfensis* (Bartenstein & Brand 1949). — *Noricum*-Zone der Bohrung Georgsdorf 9, K. 592,7 - 598,4 m, ca. 598 m. Ausbildung eines vierkantigen Gehäuseabschnitts zwischen zwei dreikantigen durch Divergenz bzw. Konvergenz ein und derselben Kante; das vierkantige und das darauf folgende dreikantige Stadium gehören beide der Endkammer an, die hier also bimorph gestaltet ist.

6 - *Triplasia pseudoroemeri* Bartenstein & Brand 1951. — Astierien- bis Arnoldien-Schichten der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen, Pr. 8/60. Übergang von einer zweikantigen über eine vierkantige in eine dreikantige Gehäuseform; die vorletzte Kammer hat vier Kanten ausgebildet, die Endkammer nur drei; Aufsicht auf die Schmalseite, orientiert nach dem zweikantigen Gehäuseteil.

7 - *Triplasia georgsdorfensis* (Bartenstein & Brand 1949). — *Noricum*-Zone der Bohrung Rhaude 3, K. 2126,7-2118,7 m, 0,4 m über Krone. Ausbildung von Auswüchsen beiderseits der vorderen Kante, so daß die vorletzte Kammer fünfkantig ausgebildet ist.

H. GERHARDT, PHYLOGENIE V. *HAPLOPHRAGMIUM* U. *TRIPLASIA*

tigen Exemplaren von *Triplasia pseudoroemeri*, müssen jedoch der Art *Triplasia georgsdorfensis* zugerechnet werden, mit deren Populationen sie unmittelbar verbunden sind.

In metrischen Daten wiedergegeben lautet die Beschreibung des Gehäusequerschnitts der dreikantigen *Triplasia georgsdorfensis* (vgl. Kap. C, besonders Abb. 4, sowie Abb. 2): Die Mittelwerte der Populationen liegen im Bereich von i = 40-60. Primitive Extremvarianten werden noch bei i = 77,5 angetroffen, progressive Vertreter dieser Unterart sind bis zu dem Wert i = 28,8 vorhanden.

2) Kammerzahl. Die durchschnittliche Anzahl der Kammern im geraden Gehäuseteil der dreikantigen *Triplasia georgsdorfensis* beträgt 2,60; im Mittel sind etwa 30% je zwei- und dreikammerige und 20% ein- bzw. vierkammerige Gehäuse vorhanden. Fünfkammerige Exemplare sind selten. Bei Triplasien mit mehr als fünf Kammern liegt die Häufigkeit unter 1%; in vielen Populationen fehlen solche Gehäuse überhaupt.

3) Länge und Breite. Die maximale Gehäuselänge der Art liegt zwischen 1,65 und 2,30 mm. Für die drei- und vierkammerigen Gehäuse gelten die in Tab. 1 zusammengestellten Werte. Die Breite der Gehäuse schwankt zwischen 0,35 und 1,10 mm.

	dreikammerige Gehäuse	vierkammerige Gehäuse
Durchschnittslänge	etwa 1,20	etwa 1,40
Schwankungsbereich der Durchschnittslänge bei den verschiedenen Populationen	1,05-1,40	1,35-1,65
Schwankungsbereich der Einzelindividuen	0,80-1,65	0,90-2,00

Tab. 1. Längenwerte der drei- und vierkammerigen Formen der *Triplasia georgsdorfensis*. Angaben in mm.

4) Spira. Der Anfangsteil der Gehäuse besteht im Durchschnitt aus zwei, manchmal aus drei nebeneinanderliegenden kleinen Anfangskammern. Der meist hervortretende Proloculus liegt in Bezug auf die Längsachse des ausgewachsenen Gehäuses seitlich. Exemplare ohne Spira ließen sich nicht eindeutig feststellen; sie sind wahrscheinlich nicht vorhanden. Gehäuse mit vier Anfangskammern sind sehr selten. Exemplare mit mehr als vier Initialkammern konnten nicht aufgefunden werden; es ist jedoch ein Vorkommen auch solcher Gehäuse nicht völlig ausgeschlossen, da die Auszählung der Anfangskammern sehr schwierig ist.

Auf Untersuchungen zur Variabilität der vierkantigen Varianten mußte wegen der geringen Zahl der aufgefundenen Exemplare verzichtet werden.

Vorkommen — Im Niedersächsischen Becken Nordwestdeutschlands tritt *Triplasia georgsdorfensis* bereits im hohen Ober-Valendis auf, wird vor allem aber in der tieferen *noricum*-Zone stellenweise häufig. Seltene Funde aus dem nordwestdeutschen Unter- und Ober-Hauterive bis hinauf in die *tenuis*-Zone werden von Zedler (1961) aufgeführt. Auf der Pompeckj'schen Scholle konnte *Triplasia georgsdorfensis* bisher noch nicht beobachtet werden; die Art tritt also anscheinend nur im Niedersächsichen Becken auf. Dies mag damit zusammenhängen, daß das Hauterive-Meer die Pompeckj'sche Scholle nur zögernd und stellenweise eroberte und daß die dortigen Flachwasserbedingungen diesen progressiven Triplasien nicht zusagten.

Im schweizerischen Faltenjura wird die Art als « *Triplasia emslandensis* » im Ober-Valendis verzeichnet (Bartenstein & Burri 1954); da sie aber lediglich in der Tabelle angegeben ist und weitere Hinweise fehlen, läßt sich nicht entscheiden, ob es sich hierbei bereits um echte *georgsdorfensis*-Formen oder nur um progressive Extremvarianten von *Triplasia pseudoroemeri*-Populationen handelt.

Aus dem Rhônetal (Tour de Bezaudun) wurden primitive Formen von *Triplasia*

georgsdorfensis im Grenzbereich Valendis/Hauterive gefunden.

Aus Algerien beschreibt Sigal (1952) eine « *Frankeina djaffaensis* » aus dem Hauterive und Barrême, die mit unserer Form möglicherweise synonym ist (vgl. Bartenstein, Bettenstaedt & Bolli 1957, S. 18). Da jedoch eine ausführliche Beschreibung fehlt, läßt sich Genaueres nicht darüber sagen. Nach der Abbildung handelt es sich bei den dort aufgefundenen Individuen um relativ ancestrale Triplasien, deren unmittelbare Beziehung zu den nordwestdeutschen Exemplaren jedoch etwas fraglich erscheint (vgl. Kap. E).

Die aus dem Barrême von Trinidad beschriebenen *georgsdorfensis*-Formen sind ihrer hohen stratigraphischen Stellung entsprechend sehr progressiv und fügen sich in das Evolutionsbild der nordwestdeutschen Vertreter gut ein.

Material — Etwa 2450 Exemplare, von denen 2230 genauer untersucht, vermessen und statistisch ausgewertet werden konnten. Das Material stammt aus den Ölfeldern Georgsdorf, Höver (Meßtischblatt 3625, Lehrte), Broistedt (Meßtischblatt 3827, Lesse und 3828, Barum) und aus der Bohrung Rhaude 3 (Meßtischblatt 2711, Nortmoor).

Zuzammenfassend wird noch einmal eine Übersicht über die Morphologie der oben behandelten Arten gegeben. In Tab. 2 sind

Gattung, Art	i	Beschreibung
Haplophragmium subaequale	95-100	Im Querschnitt runde Formen mit unwesentlichen Unregelmäßigkeiten im Umfang.
	90-95	Im Querschnitt runde Formen mit deutlichen Unregelmäßigkeiten im Umfang.
	85-90	Starke Unregelmäßigkeiten im Umfang, die eine Dreiecksform manchmal ahnen lassen; in seltenen Fällen bereits angedeutete Dreiecke im Querschnitt.
	80-85	Plumpe, unregelmäßige Gehäusequerschnitte, bei denen eine Dreiecksform meistens bereits klar angedeuter ist; Übergangsformen zu *Triplasia pseudoroemeri*.
Triplasia pseudoroemeri	70-80	*Triplasia pseudoroemeri* mit im Querschnitt plumper Dreiecksform; Dreieckseiten gerade bis schwach konvex.
	60-70	Im Querschnitt dreieckige Formen, deren Seiten gerade verlaufen und im allgemeinen noch nicht oder sehr wenig eingedellt sind.
Triplasia georgsdorfensis	55-60	Triplasien, deren Kammerseiten z.T. noch flach, z.T. schon schwach eingedellt sind; Übergangsformen zu *Triplasia pseudoroemeri*.
	50-55	Im Querschnitt deutlich eingedellte Formen.
	40-50	Tief eingedellte *Triplasia georgsdorfensis*-Gehäuse.
	30-40	Sehr stark eingedellte Formen. Selten.

Tab. 2. Bestimmungsschlüssel für die Formen aus den *Triplasia-Haplophragmium*-Faunen. i = Eindellungsmaß der Gehäuseseiten (vgl. Kap. C, bes. Abb. 4).

die einzelnen Gruppen der runden bis dreikantigen Exemplare nach dem Eindellungsgrad der Gehäuseseiten geordnet und kurz charakterisiert. Die Tabelle stellt eine Verbindung her zwischen dem morphologischen Bild und der statistischen Index-Zahl i (vgl. Kap. C) und liefert damit einen Bestimmungsschlüssel für die drei Arten. Dabei ist zu berücksichtigen, daß jede Population Extremvarianten enthält, die morphologisch von der Mehrzahl der Formen abweichen. Zur Bestimmung einer Population müssen daher die häufigsten Mittelvarianten herangezogen werden.

C. BIOMETRISCHE METHODIK

Bartenstein & Brand (1951, S. 275) bemerken bei der Beschreibung von *Triplasia pseudoroemeri* u.a.: « Von *Triplasia emslandensis emslandensis* unterscheidet sich unsere Art durch den abweichenden Gehäuse-Querschnitt, doch deutet gerade die bisweilen konkave Wandungsbildung des jüngsten Gehäuseteils (z.B. Fig. 362) auf eine entfernte Verwandtschaft hin ». In derselben Arbeit schreiben die beiden Autoren an anderer Stelle (S. 273) über *Haplophragmium subaequale*: « Unentwickelte Gehäuse (Fig. 63), die im Sediment nicht selten auftreten, sind nicht immer einwandfrei unserer Art zuzuordnen. Sie haben z.B. Ähnlichkeit mit Jugendformen von *Triplasia sp.* (Eichenberg 1934, Hauterive, Taf. 17 Fig. 2), die bestenfalls durch eine Kantenbildung der jüngsten Kammer ihre Gattungszugehörigkeit ahnen lassen . . . ». Aus beiden Zitaten sowie aus eigenen Beobachtungen geht hervor, daß der entscheidende Unterschied der drei genannten Arten in der Ausbildung des Gehäusequerschnitts bzw. der Kanten liegt. Bei der biometrischen Untersuchung wurde daher der Hauptwert auf die Messung des Querschnitts der Gehäuse gelegt. Die Ergebnisse haben dieses Merkmal als wesentliches Charakteristikum für die Unterscheidung der dreikantigen Formen bestätigt. Im folgenden werden die Messungen und deren Auswertung beschrieben.

Auf eine Begründung der Anwendung biometrischer Methoden zur Klärung phylogenetisher Probleme wird verzichtet, da derartige Erörterungen in anderen Veröffentlichungen der letzten Zeit wiederholt vorgenommen wurden (vgl. Simpson 1953 und Grabert 1959).

Die untersuchten Gehäuse sind im Querschnitt dreieckig. Die Dreieckseiten sind bei ancestralen Formen konvex bis fast völlig rund (*Haplophragmium subaequale*), bei fortschrittlichen Individuen werden die Seiten des Dreiecks dagegen zunehmend konkav bis zur Entstehung von sehr stark eingedellten Exemplaren. Um die Form des Gehäusequerschnitts durch eine einfache Zahl auszudrücken, wurde bei Aufsicht auf die Endkammer das Verhältnis des größten und des kleinsten Abstandes vom Mittelpunkt bestimmt. Dazu wurde jedes einzelne Exemplar senkrecht gestellt (Abb. 4).

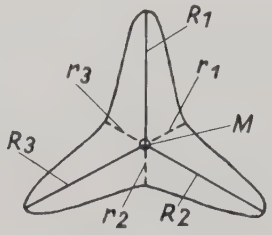

Abb. 4

Triplasia georgsdorfensis im Querschnitt.

Die Messungen wurden mit einem Okularmikrometer vorgenommen bei 72-facher und in einigen Fällen bei 80-facher Vergrößerung. Die verschiedene Vergrößerung spielt keine Rolle, da nicht die Meßwerte selbst, sondern deren Verhältniszahlen (r:R) zur Verwendung kommen. Bei 72-facher Vergrößerung entspricht ein Teilstrich 0,014 mm; bei 80-facher Vergrößerung beträgt jeder Teilstrich 0,025 mm, da in diesem Fall ein anderes Meßokular verwendet wurde. Zwischen Zwei Teilstrichen liegende Werte wurden auf halbe oder ganze Maßzahlen abgerundet.

Im einzelnen wurden folgende Meß- und Rechenschritte durchgeführt:

1) Messung der drei größten Abstände (R_1, R_2, R_3) vom Mittelpunkt des Querschnitts (M).

2) Berechnung des Durchschnittswertes ($\overline{R}$) der drei Meßzahlen.

3) Messung der drei kleinsten Abstände (r_1, r_2, r_3) vom Mittelpunkt des Querschnitts.

4) Berechnung des Durchschnittswertes ($\bar{r}$).

5) Berechnung des Index' (i) aus den beiden Durchschnittswerten ($\bar{R}$ und $\bar{r}$). Dabei wird der große Wert $\bar{R} = 100$ gesetzt und der kleine Wert ($\bar{r}$) als Prozentzahl dazu berechnet.

6) Vergleich des so erhaltenen Indexwertes mit dem morphologischen Bild, um Rechenfehler auszuschalten.

Beispiel:

$R_1 = 8{,}0$ Teilstriche, $r_1 = 4{,}0$ Teilstriche,
$R_2 = 9{,}0$ Teilstriche, $r_2 = 6{,}0$ Teilstriche,
$R_3 = 8{,}5$ Teilstriche, $r_3 = 7{,}0$ Teilstriche;

$\bar{R} = (R_1 + R_2 + R_3) : 3 = 8{,}5$ Teilstriche,

$\bar{r} = (r_1 + r_2 + r_3) : 3 = 5{,}7$ Teilstriche;

$$\bar{R} : \bar{r} = 100 : i; \quad i = \frac{100 : \bar{r}}{\bar{R}} = \frac{570}{8{,}5}; \quad i = 67{,}1.$$

Die Verwendung von Indizes in der angegebenen Form hat gegenüber einer einfachen Verhältnisberechnung ($V = \frac{R}{r}$) den Vorteil, daß die bei der Indexberechnung erhaltenen Werte sich mit linearer Vergrößerung von r bei unverändertem R ebenfalls linear vergrößern, während die bei einer normalen Verhältnisberechnung entstehenden Brüche bei linearer Vergrößerung von r und unverändertem R eine nichtlineare Veränderung zeigen, wie sich auch aus Tab. 3 ergibt.

R = 1											
0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	r
0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	$i = \frac{100r}{R}$
∞	10,0	5,0	3,3	2,5	2,0	1,7	1,4	1,25	1,11	1,00	$V = \frac{R}{r}$

Tab. 3. Indexwerte ($i = \frac{100\ r}{R}$) und Verhältniswerte ($V = \frac{R}{r}$) bei unverändertem R und linearer Vergrößerung von r.

Die gewonnenen Indexwerte erstrecken sich von 28,8 (am stärksten eingedellte Gehäuseformen) bis 99,9 (Gehäuse mit rundem Querschnitt), also über eine Skala von insgesamt 71,2 Maßeinheiten. Um eine Auswertung der Meßergebnisse in Form von Variationskurven zu ermöglichen, war es zunächst notwendig, die Indexwerte in Klassen zusammenzufassen. Insgesamt wurden 24 Klassen gebildet, die jeweils drei Indizes umfassen: Die erste Klasse schließt die Werte von 28,0 bis 30,9 ein und ist charakterisiert durch den mittleren Indexwert 29,5 (abgerundet aus 29,45); die zweite Klasse mit dem mittleren Indexwert 32,5 enthält die Meßwerte von 31,0 bis 33,9; die 24. Klasse mit dem mittleren Index 98,5 umfaßt die Indizes von 97,0 bis 99,9. Exemplare mit dem Indexwert 100,0 müßten einen mathematischen Kreis oder ein gleichseitiges Sechseck als Querschnitt zeigen; solche Individuen kommen nicht vor. Die so erhaltenen Index-Klassen werden mit ihrem mittleren Indexwert bezeichnet.

Trägt man die Index-Klassen auf der Abszisse in ein Koordinatensystem ein, auf dessen Ordinate die Anzahl der Individuen angegeben ist, so erhält man die Variationskurve einer Population (Populationskurve). Es sei dies demonstriert am Beispiel einer Probe aus dem Unter-Hauterive der Bohrung Georgsdorf 39 (Abb. 5).

Die Populationen setzen sich aus Exemplaren mit verschiedener Kammerzahl zusammen. Bei der Vermessung der Triplasien konnte naturgemäß immer nur die Endkammer berücksichtigt werden, die nach der jeweiligen Ausbildung der Individuen die erste bis sechste Kammer des Gehäuses darstellen kann.

Jede Kammer eines Individuums stellt ein ontogenetisches Entwicklungsstadium dar.

Im Laufe ihrer Ontogenie verändern die Triplasien ihren Gehäusequerschnitt in Richtung einer immer stärkeren Eindellung. Die Endkammern von Exemplaren mit nur einer Kammer sind daher im Durchschnitt primitiver gebaut als die Endkammern der zweikammerigen Individuen, und diese sind wieder ancestraler als die der drei- und vierkammerigen Gehäuse. Gliedert man die Populationskurve nach der Kammerzahl der untersuchten Exemplare in Teilkurven auf, so stellt jede Teilkurve die Variationskurve eines ontogenetischen Entwicklungsstadiums dar, und die Folge dieser Teilkurven gibt ein Bild von der Ontogenie der Triplasien (Abb. 6).

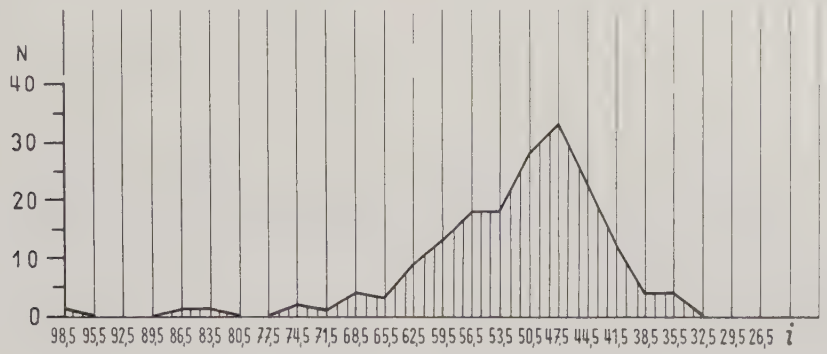

Abb. 5

Populationskurve von *Triplasia georgsdorfensis* aus der Bohrung Georgsdorf 39, Kern 717,9-725,7 m, Krone; Unter-Hauterive. — Abszisse: Index-Klassen (i), Ordinate: Anzahl der Exemplare (N).

Noch deutlicher läßt sich die ontogenetische Entwicklung des Gehäusequerschnitts zeigen, wenn man zu den Teilkurven die Mittelwerte ($\bar{x}$) berechnet (Tab. 4 und Abb. 7).

Die ontogenetische Kurve der Abb. 7 ist charakteristisch für das Verhalten der Triplasien in dem gesamten Material von Georgsdorf (Ober-Valendis bis Unter-Hauterive). Unkorrigierte Populationskurven (Rohkurven, vgl. Abb. 6) müssen also als Mischkurven angesehen werden, die mehrere, morphologisch voneinander verschiedene ontogenetische Entwicklungsstadien vereinigen. Diese ontogenetischen Stadien nehmen bei den einzelnen Populationen unterschiedliche Anteile an der Gesamtmenge der vermessenen Exemplare ein. Dadurch wird aber die phylogenetische Stellung der Populationen durch ontogenetische Erscheinungen etwas verändert. Es war also notwendig, für die weitere Bearbeitung des Materials entweder nur ein bestimmtes ontogenetisches Stadium zu berücksichtigen oder die gesamte Rohkurve ontogenetisch zu korrigieren. Da die einzelnen Entwicklungsstadien für sich allein häufig zu zahlenschwach sind, wurde der zweite Weg eingeschlagen.

Kammerzahl	$\bar{x}$
4	45,5
3	46,2
2	51,7
1	63,1

Tab. 4. Mittelwerte ($\bar{x}$) der Teilkurven der ontogenetischen Stadien einer Population aus der Bohrung Georgsdorf 39, Kern 717,9-725,7 m, Krone. Die Berechnung der Mittelwerte wird unten erklärt.

Die ontogenetische Korrektur der Rohkurven besteht darin, daß die Mittelwerte ($\bar{x}$) der Teilkurven auf einen mittleren Wert (Bezugswert) zusammengeschoben werden.

Dadurch wird der Einfluß der Ontogenie auf die Populationskurven eliminiert. Als Bezugswert wurde der Mittelwert der Teilkurve der zweikammerigen Exemplare gewählt, und zwar aus folgenden Gründen: Der Mittelwert der Rohkurve selbst konnte nicht verwendet werden, da er von dem zahlenmäßigen Verhältnis der ontogenetischen Stadien zueinander abhängig ist und sich dementsprechend bei einer Verschiebung dieses Verhältnisses verändert. Der zahlenmäßige Anteil der ontogenetischen Stadien schwankt aber von einer Population zur anderen und verändert sich überdies auch im Laufe der Gesamtentwicklung der Triplasien. Es war daher erforderlich, als Bezugswert den Mittelwert einer einzelnen Teilkurve zu verwenden. Das Stadium der einkammerigen Exemplare kam hierfür nicht in Frage, da deren Endkammern noch relativ primitiv sind und daher nicht als repräsentativ für den durchschnittlichen Gehäusequerschnitt der Population angesehen werden können. Die fünf- und sechskammerigen Triplasien andererseits sind entweder sehr zahlenschwach vertreten oder fehlen überhaupt und eignen sich aus diesem Grunde für die Berechnung des Bezugswertes nicht. Die drei- und vierkammerigen Exemplare sind zwar in den fortschrittlichen Populationen von Georgsdorf meist in genü-

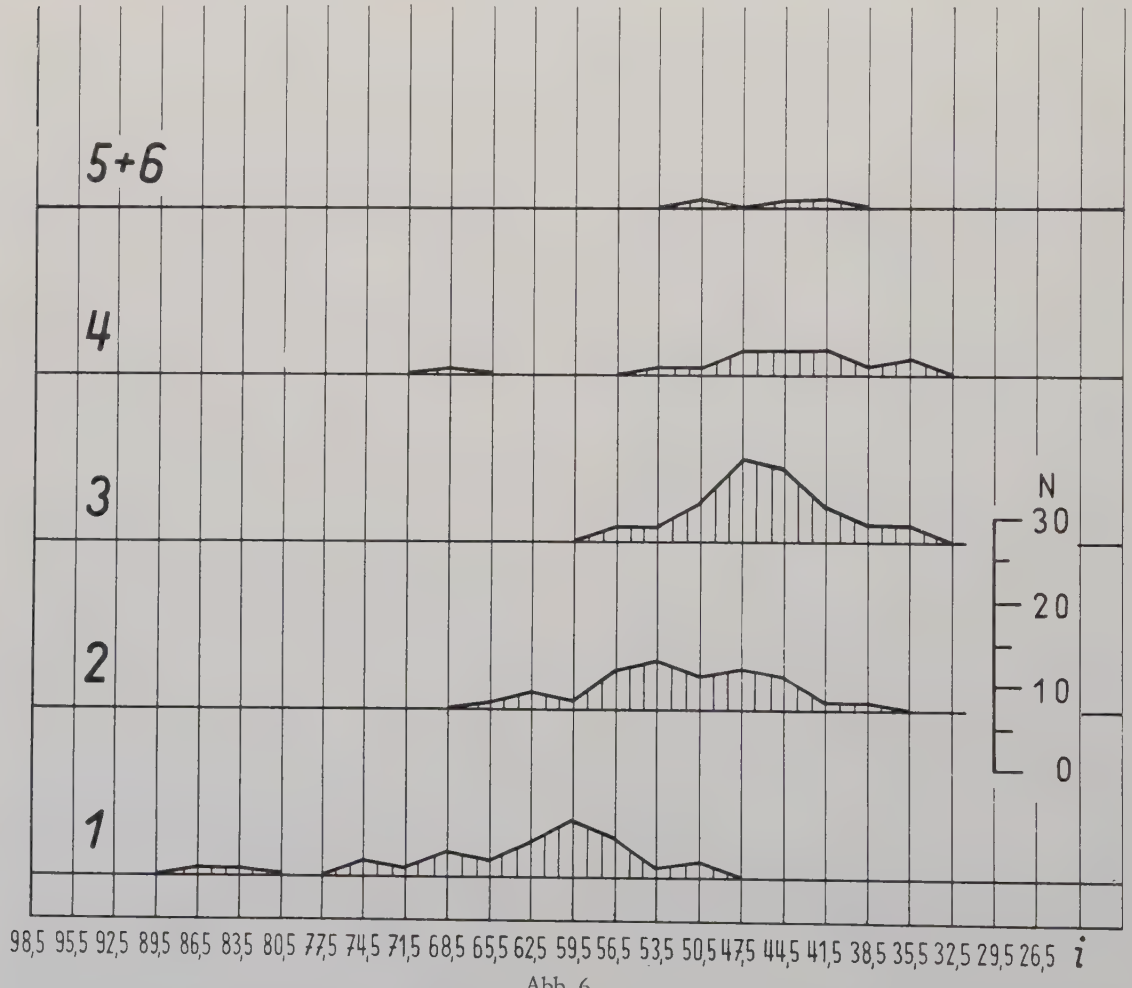

Abb. 6

Populationskurve von *Triplasia georgsdorfensis* aus der Bohrung Georgsdorf 39, Kern 717,9-725,7 m, Krone (vgl. Abb. 5), aufgegliedert nach den Kammerzahlen in Teilkurven. 1 — 6 : Kammerzahl.

gender Menge vertreten, nicht jedoch in den ancestralen *Triplasia*-Populationen von Lehrte, wo diese beiden ontogenetischen Stadien häufig nur in geringer Anzahl vorhanden sind. Um alle Variationskurven miteinander vergleichen zu können, verbleibt als einheitlicher Bezugswert daher nur der Mittelwert für die Teilkurve der zweikammerigen Exemplare. Dieser liegt relativ nahe dem Mittelwert der Rohkurve und eignet sich auch aus diesem Grunde als Bezugswert. (Im angegebenen Beispiel ist $\bar{x}$ der Rohkurve 51,4, während $\bar{x}$ der Teilkurve der zweikammerigen Individuen 51,7 beträgt.)

Die Differenzwerte zwischen dem Bezugswert und den Mittelwerten der anderen ontogenetischen Stadien geben die Beträge an, um die die einzelnen Teilkurven auf dem Skalenmaßstab nach rechts oder links verschoben werden müssen (Abb. 8).

Die Verschiebungswerte sind in Meßeinheiten errechnet. Die Verschiebung selbst geschieht jedoch in Klassengrößen. Man muß daher die Verschiebungswerte durch die Klassengröße d = 3 dividieren. Da die errechneten Mittelwerte nur in Ausnahmefällen auf die Skalenwerte fallen, die die Klassengrößen repräsentieren, entsprechen die errechneten Verschiebungsbeträge im allgemeinen auch nicht vollen Klassengrößen. Sie werden deshalb auf ganze bzw. halbe Klassen abgerundet, um eine Verschiebung der Teilkurven um Klassenbeträge zu ermöglichen. Die für das angegebene Beispiel zutreffenden Werte sind in Tab. 5 errechnet.

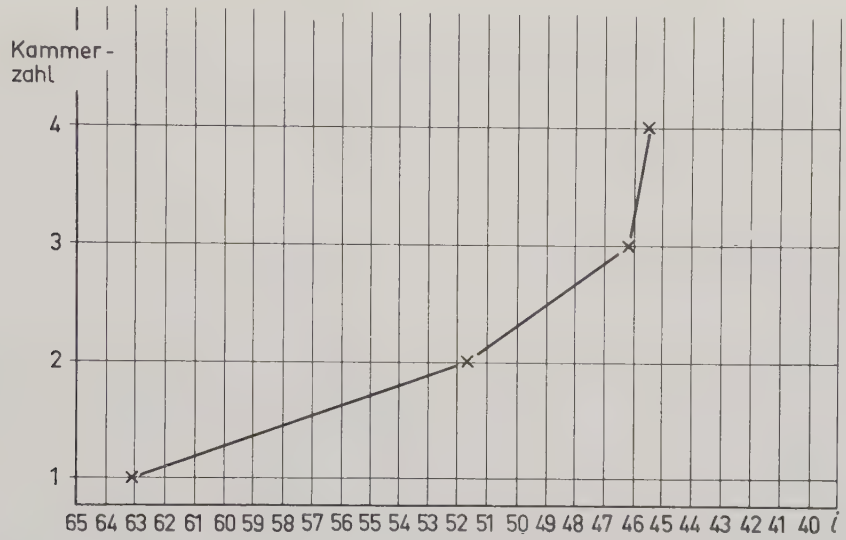

Abb. 7

Darstellung der ontogenetischen Entwicklung der Triplasien durch die Mittelwerte zu den Teilkurven der ontogenetischen Stadien. Probe aus der Bohrung Georgsdorf 39, Kern 717,9-725,7 m, Krone. (vgl. Abb. 6 und Tab. 4).

Kammerzahlen	$\bar{x}$	Verschiebungs-Beträge	Versch.-Betr. in Klassengr.
1	63,1	- 11,4	- 4,0
2	51,7	Bezugswert	
3	46,2	+ 5,5	+ 2,0
4	45,5	+ 6,2	+ 2,0
5+6	—	(+ 5,5)	(+ 2,0)
Zerbrochene Exemplare	51,0	+ 0,7	0

Tab. 5. Verschiebungswerte für die ontogenetischen Teilkurven der *Triplasia*-Population aus der Bohrung Georgsdorf 39, Kern 717,9-725,7 m, Krone; Unter-Hauterive.

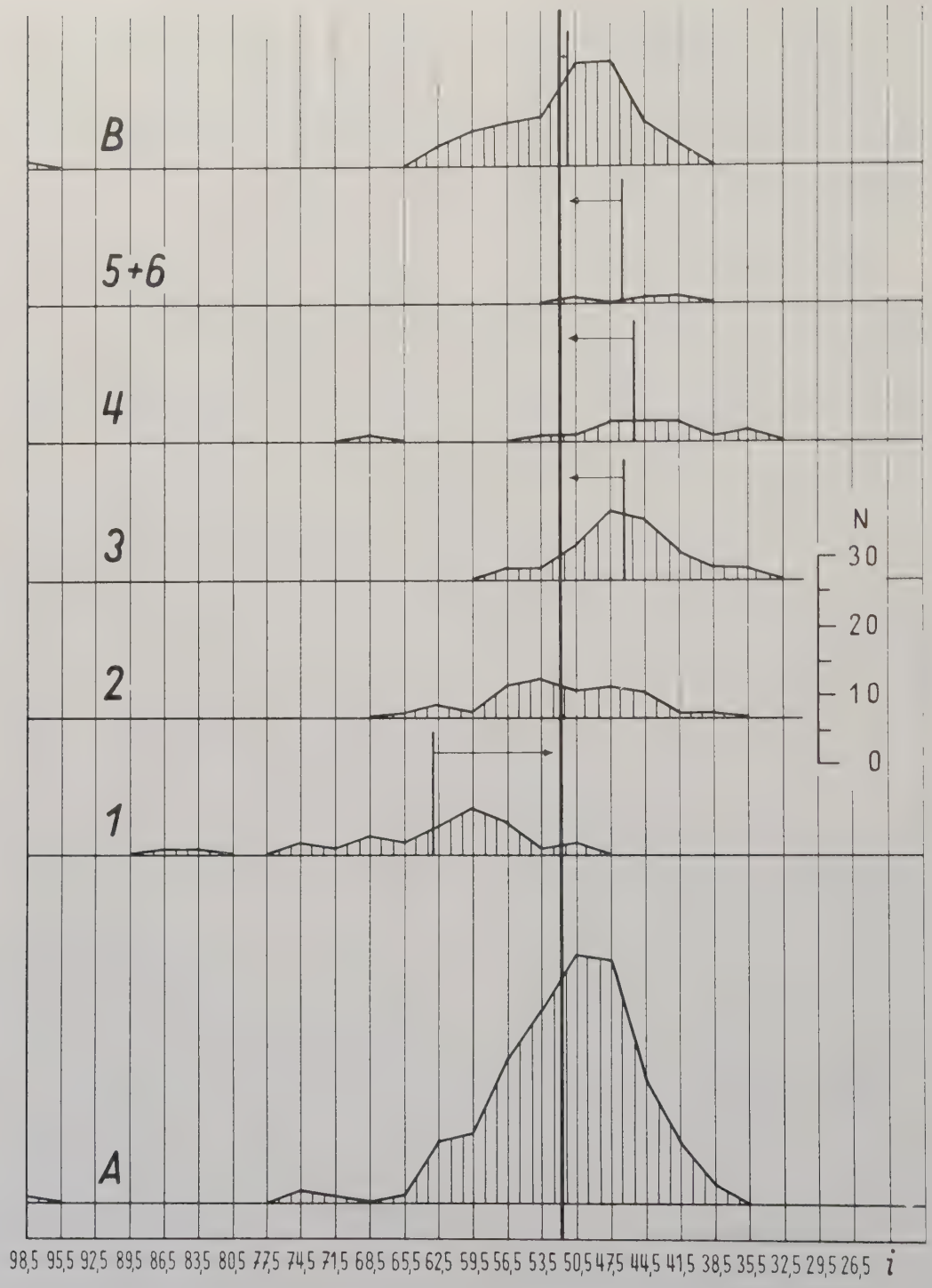

Abb. 8

Ontogenetische Korrektur der Populationskurve der Triplasien aus der Bohrung Georgsdorf 39, Kern 717,9-725,7 m, Krone. (Vgl. Abb. 6 und Tab. 5; Erläuterungen siehe Text.). A: Ontogenetisch korrigierte Populationskurve; 1-6 : Kammerzahl; B: Zerbrochene Exemplare mit vermeßbarer Endkammer.

Kz: 1		2		3		4		5+6		Br		KK	
i	z_i	i	z_i	i	z_i	i	z_i	i	z_i	i	z_i	i	z_i
29,5													
32,5													
35,5													
38,5													
41,5		29,5								29,5		29,5	
44,5		32,5								32,5		32,5	
47,5		35,5		29,5		29,5		29,5		35,5		35,5	
50,5	2	38,5	1	32,5		32,5		32,5		38,5		38,5	3
53,5	1	41,5	1	35,5	2	35,5	2	35,5		41,5	3	41,5	9
56,5	5	44,5	4	38,5	2	38,5	1	38,5		44,5	6	44,5	18
59,5	7	47,5	5	41,5	4	41,5	3	41,5	1	47,5	15	47,5	35
62,5	4	50,5	4	44,5	9	44,5	3	44,5	1	50,5	15	50,5	36
65,5	2	53,5	6	47,5	10	47,5	3	47,5	-	53,5	7	53,5	28
68,5	3	56,5	5	50,5	5	50,5	1	50,5	1	56,5	6	56,5	21
71,5	1	59,5	1	53,5	2	53,5	1	53,5		59,5	5	59,5	10
74,5	2	62,5	2	56,5	2	56,5	-	56,5		62,5	3	62,5	9
77,5	-	65,5	1	59,5		59,5	-	59,5		65,5		65,5	1
80,5	-	68,5		62,5		62,5	-	62,5		68,5		68,5	-
83,5	1	71,5		65,5		65,5	-	65,5		71,5		71,5	1
86,5	1	74,5		68,5		68,5	1	68,5		74,5		74,5	2
89,5.		77 5		71 5		71 5		71 5		77 5		77 5	
92,5		80,5		74,5		74,5		74,5		80,5		80,5	
95,5		83,5		77,5		77,5		77,5		83,5		83,5	
98,5		86,5		80,5		80,5		80,5		86,5		86,5	
		89,5		83,5		83,5		83,5		89,5		89,5	
		92,5		86,5		86,5		86,5		92,5		92,5	
		95,5		89,5		89,5		89,5		95,5		95,5	
		98,5		92,5		92,5		92,5		98,5	1	98,5	1
				95,5		95,5		95,5					
				98,5		98,5		98,5					
-4,0		0		+2,0		+2,0		+2,0		0		Verschiebungs-beträge	

Tab. 6. Verschiebung der ontogenetischen Teilkurven der *Triplasia*-Population aus der Bohrung Georgsdorf 39, Kern 717,9-725,7 m, Krone; Unter-Hauterive. z_i = Anzahl der Exemplare pro Klasse; Kz = Kammerzahl; Br = zerbrochene Exemplare; KK = korrigierte Kurve. (Vgl. Abb. 8.)

Als Verschiebungsbetrag für die Kammerzahl 5+6 wurde wegen der zu geringen Anzahl der Exemplare der Durchschnittswert für dieses Stadium aus allen Populationen von Georgsdorf verwendet. Mit den in der unteren Reihe der Tab. 5 gegebenen Werten können nun die Teilkurven der ontogenetischen Stadien auf den Bezugswert umgerechnet werden. Enthält der Verschiebungswert eine halbe Klasse, so muß die Anzahl der Exemplare pro Klasse gleichmäßig auf die beiden benachbarten Umrechnungsklassen verteilt werden. Die gesamte Umrechnung der Werte für die als Beispiel gegebene Populationskurve ist zur Verdeutlichung der durchgeführten Rechenoperationen in Tab. 6 wiedergegeben.

Die *Triplasia*-Populationen aus den Bohrungen von Georgsdorf stimmen — mit einer einzigen Ausnahme aus der Bohrung Georgsdorf 1 — sowohl in Bezug auf ihre Variabilität als auch in Hinsicht auf ihre Ontogenie weitgehend überein. Es konnten daher für die Verschiebungswerte der ontogenetischen Stadien Durchschnittswerte berechnet werden. Nach diesen wurde die Verschiebung der Teilkurven dann vorgenommen, wenn es sich um sehr zahlenschwache Populationen handelte, bei denen eine einwandfreie Mittelwertberechnung für die einzelnen ontogenetischen Stadien nicht mehr möglich war, oder wenn es sich um sehr zahlenschwache ontogenetische Stadien aus reicheren Populationen handelte.

Bei den Proben aus den Bohrungen von Lehrte können zwei Gruppen unterschieden werden. Die eine Gruppe ist charakterisiert durch Populationen mit Individuen, die durchschnittlich einen sehr primitiven Gehäusequerschnitt aufweisen; der andere Teil enthält relativ progressive *Triplasia*-Populationen, die jedoch immer noch primitiver sind als diejenigen von Georgsdorf, da die Proben von Lehrte stratigraphisch tiefer liegen (vgl. Kap. D). Bei diesen relativ progressiven Populationen von Lehrte zeigen die ontogenetischen Teilkurven zwar eine deutliche Veränderung von Wachstumsstadium zu Wachstumsstadium; die Differenzwerte zwischen den Mittelwerten der Teilkurven sind jedoch geringer als die bei den Populationen von Georgsdorf. Die progressiven Kurven aus Lehrte sind unter sich sehr ähnlich; die zahlenschwachen Populationen dieser Gruppe konnten daher — wie bei den Proben von Georgsdorf — nach den entsprechenden Durchschnittswerten verschoben werden. Die ancestralen Populationen aus dem Ober-Valendis von Lehrte zeigen wegen ihres primitiven Endkammer-Querschnitts noch keine klare ontogenetische Entwicklung; bei ihnen war eine entsprechende Bearbeitung weder nötig noch möglich.

Die Zahlenwerte der Kurven wurden nun nach der Methode der « gleitenden Durchschnitte » ausgeglichen (vgl. Weber 1957), d.h. aus jedem Zahlenwert und seinen beiden Nachbarzahlen wurde jeweils ein Durchschnittswert berechnet (Tab. 7).

Schließlich wurden die bisher auf der Ordinate als absolute Individuenzahlen dargestellten Werte in Prozente umgerechnet (vgl. Albers 1952, Bettenstaedt 1958, Grabert 1959, Lutze 1960). Das hat gegenüber der Verwendung absoluter Zahlen den Vorteil, daß reiche und zahlenschwache Populationen im gleichen Maßstab dargestellt werden können, ohne daß die Variationskurven der individuenarmen *Triplasia*-Populationen zu flach und damit undeutlich werden (Tab. 8).

Zusammenfassend seien noch einmal die durchgeführten Meß- und Rechenoperationen wiederholt:

I. 1. Senkrechtstellung der *Triplasia*-Gehäuse, um eine Aufsicht auf den Querschnitt zu ermöglichen.
2. Messung der großen und kleinen Abstände von Mittelpunkt.
3. Berechnung der Indizes aus diesen beiden Meßwerten.

II. Zusammenfassung der Index-Werte in Klassen.

III. Klärung der ontogenetischen Veränderungen und Korrektur der Variationskurven nach der Ontogenie in folgenden Rechenschritten:

1. Berechnung der Mittelwerte der ontogenetischen Teilkurven.
2. Berechnung der Differenzwerte zwischen dem Mittelwert der Teilkurve für die zweikammerigen Exemplare (Bezugswert) und den Mittelwerten der übrigen ontogenetischen Stadien.
3. Umrechnung der Differenzwerte in Klassengrößen.
4. Verschiebung der Teilkurven auf den Bezugswert.

i	z_i	z_i (Ausgleichswerte)
35,5		(0 + 0 + 3,0):3 = 1,0
38,5	3,0	(0 + 3,0+ 9,0):3 = 4,0
41,5	9,0	(3,0+ 9,0+18,0):3 = 10,0
44,5	18,0	(9,0+18,0 +35 0):3 = 20,7
47,5	35,0	(18,0+35,0+36,0):3 = 29,7
50,5	36,0	(35,0+36,0+28,0):3 = 33,0
53,5	28,0	(36,0+28,0+21,0):3 = 28,3
56,5	21,0	(28,0+21,0+10,0):3 = 19,7
59,5	10,0	(21,0+10,0+ 9,0):3 = 13,3
62,5	9,0	(10,0+9,0 + 1,0):3 = 6,7
65,5	1,0	(9,0+1,0 + 0):3 = 3,3
68,5	–	(1,0+0 + 1,0):3 = 0,7
71,5	1,0	(0 + 1,0 + 2,0):3 = 1,0
74,5	2,0	(1,0+2,0 + 0):3 = 1,0
77,5		(2,0+0 + 0):3 = 0,7
80,5		
83,5		
86,5		
89,5		
92,5		
95,5		(0 + 0 + 1,0):3 = 0,3
98,5	1,0	(0 + 1,0 + 0): 3 = 0,3
–		(1,0+0 + 0): 3 = 0,3

Tab. 7. Berechnung der Ausgleichswerte für die Variationskurve der *Triplasia*-Population aus der Bohrung Georgsdorf 39, Kern 717,9-725,7 m. Krone; Unter-Hauterive. z_i = Anzahl der Exemplare pro Klasse.

IV. Ausgleich der korrigierten Kurve nach der Methode der gleitenden Durchschnitte.

V. Umrechnung der absoluten Individuenzahlen pro Klasse auf Prozentwerte.

i	z_i (N)	z_i (%)
35,5	1,0	0,6
38,5	4,0	2,3
41,5	10,0	5,8
44,5	20,7	11,9
47,5	29,7	17,1
50,5	33,0	19,0
53,5	28,3	16,3
56,5	19,7	11,3
59,5	13,3	7,7
62,5	6,7	3,9
65,5	3,3	1,9
68,5	0,7	0,4
71,5	1,0	0,6
74,5	1,0	0,6
77,5	0,7	0,4
80,5		
83,5		
86,5		
89,5		
92,5		
95,5	0,3	0,2
98,5	0,7	0,4

Tab. 8. Berechnung der Prozentwerte für die Variationskurve der *Triplasia*-Population aus der Bohrung Georgsdorf 39, Kern 717,9-725,7 m. Krone; Unter-Hauterive. z_i = Anzahl der Exemplare pro Klasse.

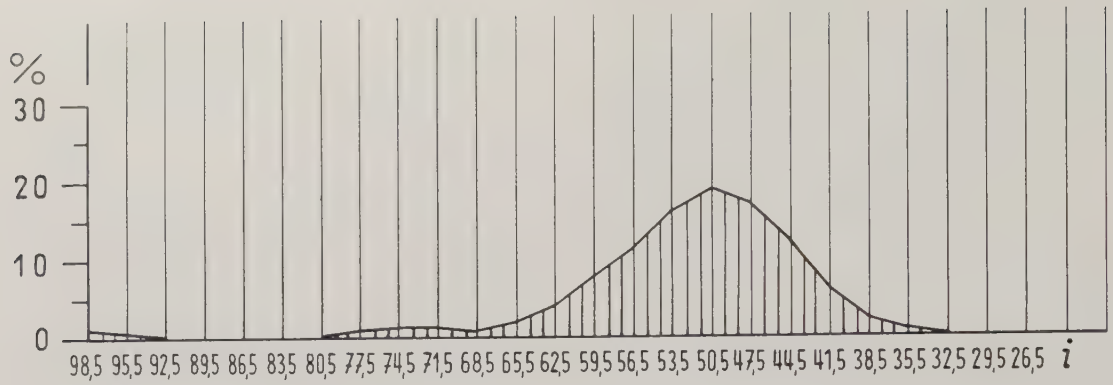

Abb. 9

Ontogenitisch korrigierte, ausgeglichene und in Prozentwerte umgerechnete Populationskurve der Triplasien aus der Bohrung Georgsdorf 39, Kern 717,9-725,7 m, Krone (vgl. Tab. 7 und 8 sowie Abb. 5).

Mit der Aufzeichnung einer Variationskurve ist eine einzelne Population genügend deutlich wiedergegeben. Vergleicht man jedoch eine Folge von zeitlich übereinanderliegenden Kurven miteinander, so erweist es sich häufig als praktischer, die *Triplasia*-Populationen durch knappe und übersichtliche Daten zu definieren. In der vorliegenden Arbeit wurden dazu vier Parameter verwendet: Der Mittelwert der Populationskurve ($\bar{x}$), der mittlere Fehler des Mittelwerts ($m_{\bar{x}}$), die Streuung (σ) und das Dichtemittel (D). Diese vier Werte sollen im folgenden kurz erläutert und an der oben bereits als Musterbeispiel verwendeten Population dargestellt werden.

Der *Mittelwert* ($\bar{x}$) wurde als arithmetisches Mittel berechnet nach der Formel (vgl. Weber 1957)

$$\bar{x} = x_o + \frac{d}{N} \sum z_i \frac{x_i - x_o}{d} \; ;$$

$\bar{x}$ = Mittelwert,
x_o = angenommener Mittelwert,
x_i = Index-Klasse,
N = Gesamtzahl der Exemplare,
z_i = Zahl der Exemplare pro Klasse,
d = Klassengröße.

Als Parameter für die Populationskurven wurden die Mittelwerte aus den ontogenetisch korrigierten, aber nicht ausgeglichenen Kurven gewonnen. Von den progressiven Populationen deutlich getrennte einzelne Haplophragmien wurden bei dieser Berechung nicht berücksichtigt, da sie nicht mehr zu den durch die Kurven charakterisierten Populationen gehören. In Tab. 9 ist der Gang der Rechnung zur Gewinnung des Mittelwertes am Beispiel der oben bereits verwendeten Musterkurve noch einmal wieder gegeben.

Die *Streuung* (σ) gibt eine Vorstellung von der Variabilität des untersuchten Materials und wird berechnet nach der Formel (vgl. Weber 1957)

$$\sigma = d \pm \sqrt{\frac{\sum z_i \left(\frac{x_i - x_o}{d}\right)^2 - N \left(\frac{\bar{x} - x_o}{d}\right)^2}{N - 1}}$$

(Die Bedeutung der in der Formel verwendeten Symbole wurde bereits bei der Berechnung des Mittelwertes angegeben). Der Berechnung der Streuung liegen — wie bei der Berechnung des Mittelwertes — die Zahlen der ontogenetisch korrigierten, aber nicht ausgeglichenen Variationskurven zugrunde. σ ist die Wurzel aus der Varianz und wird hier statt dieser verwendet, da es für die graphische Darstellung vorteilhaft ist, wenn Mittelwert und Streuung in derselben

	x_i	z_i	$\frac{x_i - x_o}{d}$	$z_i \frac{x_i - x_o}{d}$
	38,5	3	- 4	- 12
	41,5	9	- 3	- 27
	44,5	18	- 2	- 36
	47,5	35	- 1	- 35
x_o =	50,5	36	0	—
	53,5	28	+ 1	+ 28
	56,5	21	+ 2	+ 42
	59,5	10	+ 3	+ 30
	62,5	9	+ 4	+ 36
	65,5	1	+ 5	+ 5
	68,5		+ 6	
	71,5	1	+ 7	+ 7
	74,5	2	+ 8	+ 16
Σ	—	174	—	+ 54

x_o	50,5
$\sum z_i \frac{x_i - x_o}{d}$	+ 54
N	174
d	3

$$\bar{x} = 50{,}5 + \frac{3}{174} \cdot (+54)$$

$$\underline{\bar{x} \quad 51{,}4}$$

Tab. 9. Berechnung des Mittelwertes der Populationskurve der Triplasien aus einer Probe der Bohrung Georgsdorf 39, Kern 717,9-725,7 m, Krone (vgl. Abb. 10).

Maßeinheit ausgedrückt werden können. Die entsprechenden Werte für die hier verwendete Musterkurve werden in Tab. 10 berechnet.

Mit Hilfe der Streuung läßt sich nun noch der *mittlere Fehler zum Mittelwert* berechnen nach der Formel (vgl. Weber 1957 und Bentz 1961)

$$m_{\bar{x}} = \frac{\sigma}{\sqrt{N}}.$$

Bei dem mittleren Fehler wird also die Variabilität der Population *und* die Anzahl der Exemplare berücksichtigt. Für das oben angegebene Beispiel gilt dann (vgl. Abb. 10):

$$m_{\bar{x}} = \frac{\pm 6{,}33}{\sqrt{174}}; \quad \underline{m_{\bar{x}} = \pm 0{,}5.}$$

Schließlich wurde als vierter Parameter das *Dichtemittel* verwendet; es ist nach Weber (1957) « derjenige Wert, der in einer Beobachtungsreihe am häufigsten vorkommt». Es ist jedoch zu beachten, daß das Dichtemittel nicht genau mit dem Indexwert der am häufigsten besetzte Klasse übereinstimmt, da eine Klasse ein Meßintervall umfaßt, innerhalb dessen sich die wirklichen Häufigkeitswerte ändern. Vielmehr wird bei der Berechnung des Dichtemittels ein Annäherungswert an das wahre, naturgemäß unbekannte Häufigkeitsmaximum der Variationskurve gewonnen. Das Dichtemittel ist definiert durch die Formel

$$D = x_g + d \cdot \frac{n_o - n_{-1}}{2n_o - n_{-1} - n_{+1}};$$

x_g = unterer Grenzwert der am stärksten besetzten Klasse,

d = Klassengröße,

n_o = Häufigkeit der am stärksten besetzten Klasse,

n_{-1} und n_{+1} = Häufigkeit der beiden Nachbarklassen.

Die Dichtemittel wurden aus den Werten der ontogenitisch korrigierten und ausgeglichenen Kurven berechnet. Für die Population aus der Bohrung Georgsdorf 39, Kern 717,9 - 725,7 m, Krone, ergibt sich folgender Wert (vgl. Tab. 7):

$$D = 49{,}0 + 3 \cdot \frac{33{,}0 - 29{,}7}{66{,}0 - 29{,}7 - 28{,}3};$$

$$\underline{D = 50{,}2.}$$

Vergleicht man diesen Wert mit dem Mittelwert derselben Variationskurve ($\bar{x}$= 51,4), so ergibt sich nur ein geringer Unterschied, was auf die gleichmäßige und relativ symmetrische Form der Kurve zurückzuführen ist (vgl. Abb. 10); bei einer echten Normalverteilung müßten beide Werte sogar exakt aufeinanderfallen. Hier ist die Berechnung des Dichtemittels unnötig; dieses erhält seinen Wert erst dann, wenn die Populationskurve stark asymmetrisch ist oder wenn es sich um eine Mischkurve mit zwei

	x_i	z_i	$\frac{x_i - x_o}{d}$	$(\frac{x_i - x_o}{d})^2$	$z_i(\frac{x_i - x_o}{d})^2$
	38,5	3	-4	16	48
	41,5	9	-3	9	81
	44,5	18	-2	4	72
	47,5	35	-1	1	35
x_o =	50,5	36	0	0	—
	53,5	28	+1	1	28
	56,5	21	+2	4	84
	59,5	10	+3	9	90
	62,5	9	+4	16	144
	65,5	1	+5	25	25
	68,5	—	+6	36	—
	71,5	1	+7	49	49
	74,5	2	+8	64	128
Σ	—	174	—	—	784

$A = \sum z_i (\frac{x_i - x_o}{d})^2$	784
N	174
$\bar{x} - x_o$	+ 0,9
$\frac{\bar{x} - x_o}{d}$	+ 0,3
$(\frac{\bar{x} - x_o}{d})^2$	0,09
$B = N \cdot (\frac{\bar{x} - x_o}{d})^2$	15,7
A - B	768,3
N - 1	173
$R = \frac{A - B}{N - 1}$	4,44
$\sqrt{R}$	± 2,11
$d \cdot \pm\sqrt{R}$ =	σ = ± 6,33

Tab. 10. Berechnung der Streuung der Populationskurv der Triplasien aus einer Probe der Bohrung Georgsdorf 39, Kern 717,9-725,7 m, Krone. Der Wert x=51,4 wurde der Tabelle 9 entnommen. (Vgl. Abb. 10.)

oder mehreren deutlichen Gipfeln handelt. In letzterem Falle müssen dann mehrere Dichtemittel berechnet werden; u.U. lassen sich mit Hilfe der so gefundenen Werte Entwicklungslinien in einer Populationsfolge sichtbar machen, die bei alleiniger Anwendung der Mittelwerte übersehen werden. Dabei ist es z.T. notwendig, auch sehr geringe Häufigkeitsmaxima oder sogar getrennt von der Variationskurve auftretende Einzelindividuen in die Betrachtung mit einzubeziehen, wenn sich aus der Beobachtung der älteren und jüngeren Populationen ergibt, daß diesen « Nebendichtemitteln » eine besondere Bedeutung für die Evolution zukommen kann. Für die oben behandelte Musterkurve ergeben sich zwei Nebendichtemittel, die allerdings wegen der geringen Maxima beide nur geschätzt werden konnten; ihre Werte liegen auf i=73,0 und i=98,5.

In den meisten Fällen werden jedoch nicht die Dichtemittel, sondern statt ihrer die Mittelwerte zur Charakterisierung der Populationskurven herangezogen. Das hat folgende Gründe:

1) Die Dichtemittel haben gegenüber den Mittelwerten den Nachteil, daß sie sich nicht durch weitere Angaben ergänzen lassen; man kann für sie weder einen mittleren Fehler noch einen Streuungswert berechnen.

2) Bei kleinen Häufigkeitsmaxima ist es oft schwierig zu erkennen, ob es sich um eine zufällige Unregelmäßigkeit im Kurvenverlauf oder um ein kleines, aber echtes Maximum handelt. Um hier möglichst Fehler auszuschalten, werden die Dichtemittel in der vorliegenden Arbeit im Gegensatz zu den Mittelwerten aus den ausgeglichenen Kurven berechnet. Das Fehlen zusätzlicher Angaben macht sich insofern störend bemerkbar, als kleine, « unbedeutende » Nebendichtemittel nicht als solche gekennzeichnet werden können.

Um die Verteilung der Individuen für einen größeren Zeitraum übersichtlich darstellen zu können, ist es erforderlich, mehrere Populationskurven zusammenzufassen (vgl. Abb. 20). Zur Gewinnung einer solchen « Summenkurve » werden für jede Index-Klasse die Prozentwerte der Einzelkurven summiert und die Summe dann durch die Zahl der an der Summenkurve beteiligten Variationskurven dividiert, so daß die Summenkurve selbst wieder in Prozentwerten dargestellt ist. Diese Methode ist günstiger als die Zusammenfassung der absoluten Zahlen mit anschließender Umrechnung in Prozentwerte, da die Populationen von unterschiedlicher Reichhaltigkeit sind; bei Summierung der absoluten Zahlen würden sich zahlenstarke Populationen u.U. zu sehr auf den Verlauf der Summenkurve auswirken und dadurch eine Häufigkeitsverteilung vortäuschen, die den tatsächlichen Verhältnissen nicht ganz entspricht.

D. ERLÄUTERUNG UND DEUTUNG DER VARIATIONSKURVEN

Brinkmann (1929), Bettenstaedt (1958), Grabert (1959) u.a. haben gezeigt, daß eine eingehende phylogenetische Untersuchung nur aufgrund von biometrischen Meßreihen möglich ist. Die Autoren haben aber auch darauf aufmerksam gemacht, daß die auf diese Weise sichtbar gewordene Evolution nicht vollkommen gleichmäßig abläuft, sondern zuweilen beschleunigt oder verlangsamt wird und über kurze Zeit sogar rückläufige

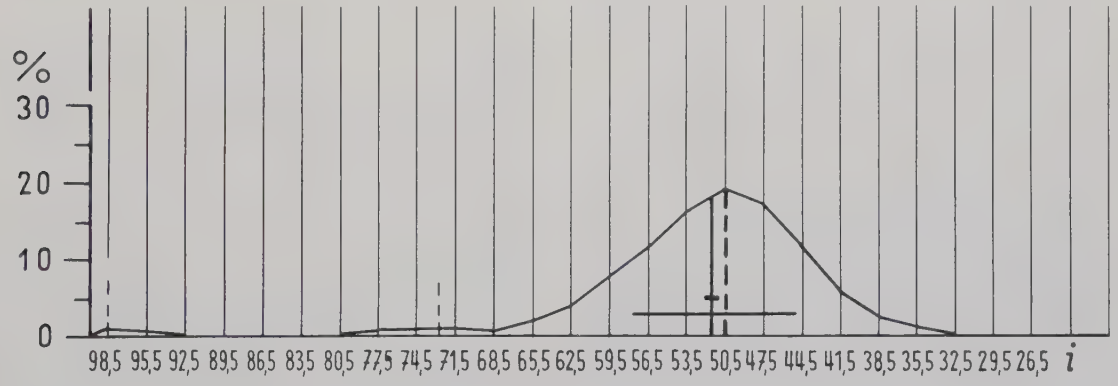

Abb. 10

Darstellung der Parameter - Mittelwert ($\bar{x}$=51,4), mittlerer Fehler des Mittelwerts ($m_{\bar{x}} = \pm 0{,}5$), Streuung ($\sigma = \pm 6{,}33$) und Dichtemittel (D=50,2; 73,0; 98,5) in einer Population aus der Bohrung Geogsdorf 39, Kern 717,9-725,7 m, Krone.

Tendenzen aufweisen kann. Die Gründe für diese Schwankungen sind verschiedener Natur und können im einzelnen günstigstenfalls unvollständig und meistens überhaupt nicht mehr rekonstruiert werden. Es ist jedoch für die Deutung der Populationskurven zumindest notwendig, die Hauptursachen zu kennen, die derartige Erscheinungen hervorrufen können. Im folgenden soll versucht werden, alle in Frage kommenden Ursachen zusammenzustellen:

1. *Schwankungen der Selektionsbedingungen.*

Vorübergehende Veränderungen in der Ökologie durch Wechsel in der Sedimentation, Veränderung der Wassertiefe, Auftreten oder Verschwinden von Strömungen usw. können die Evolution zeitweise verlangsamen oder beschleunigen, ohne daß es dadurch zu einer grundlegenden Änderung der Entwicklungsrichtung zu kommen braucht. So ist es z.B. denkbar, daß eine kurzfristige Verschärfung der Lebensbedingungen die Anzahl der primitiven Extremvarianten reduziert. Nach Beedingung einer solchen Periode verschärfter Selektion können die ancestralen Varianten wieder häufiger werden, ohne allerdings in allgemeinen ihren ursprünglichen Anteil an der Population wiederzuerlangen. In diesem Falle haben wir eine Schwankung in der Evolution vor uns, die die Gesamttendenz der Entwicklung überlagert, sie aber nur unwesentlich beeinflußt.

2. *Sonderentwicklungen durch Isolation.*

Geographisch isolierte Populationen können Sonderentwicklungen durchmachen, ohne daß es dadurch zu einer Trennung in verschiedene Arten zu kommen braucht (vgl. Grabert 1959). Verantwortlich für derartige Spezialevolutionen können zwei Gründe sein (vgl. Lüers 1960, S. 92):

a) Die Entwicklung von Kleinpopulationen kann durch zufällige Verluste von Mutationen beeinflußt werden; die Auswirkung des Zufalls ist um so größer, je zahlenschwächer die Population ist (Ludwig 1954, S. 685).

b) Die einzelnen geographisch isolierten Populationen sind u.U. unterschiedlichen Selektionsbedingungen unterworfen und entwickeln sich dann verschieden schnell oder in verschiedene Richtungen.

Beide Ursachen können dazu führen, daß gleichalte, räumlich getrennte Populationen eine verschiedene Entwicklungshöhe aufweisen. Da die zur Klärung einer Evolution herangezogenen Populationen in den meisten Fällen aus verschiedenen Gebieten stammen, wirken sich geographische Rassenunterschiede als Schwankungen im Entwicklungsablauf aus. Solche Erscheinungen sind bei dem bearbeiteten Material besonders in dem buchtenreichen und geographisch unruhigen Unterkreide-Küstengebiet im Raum von Hannover - Braunschweig zu erwarten.

3. *Populationswanderungen.*

Tektonisch und klimatisch bedingte Umweltveränderungen können dazu führen, daß eine Polulation vom Untersuchungspunkt wegwandert, während ihr ursprüngliches Wohngebiet von einer anders zusammengesetzten Population derselben Art eingenommen wird, die ancestraler oder progressiver sein kann als ihre Vorgängerin (vgl. Grabert 1959, S. 25, Abb. 3). Ferner können bei solchen Wanderungen zwei bisher voneinander getrennte Gruppen zusammenstoßen und sich mischen, wobei die am Untersuchungspunkt vorliegende Population entweder von einer stärker konkurrenzfähigen neuen nach und nach verdrängt wird oder sich mit dieser vereinigt; auch dadurch kann sich das morphologische Bild der Populationen ändern.

4. *Modifikative Veränderungen.*

Zu den oben aufgeführten Faktoren kommt noch die Möglichkeit einer direkten modifikativen Beeinflussung durch die Umwelt, worauf kürzlich Lutze (1962) hingewiesen hat. Diese Erscheinung kann beson-

ders an rezenten Foraminiferen untersucht werden und ist bisher noch relativ wenig bekannt. Wie weit sie für Schwankungen in der Evolution verantwortlich zu machen ist, läßt sich nur schwer abschätzen, doch muß sie auf jeden Fall mit in Rechnung gestellt werden.

5. *Physikalische und chemische Einwirkungen auf Thanatocönosen.*

Alle bisherigen Überlegungen betrafen Faktoren, die auf die lebende Population einwirkten. Es ist jedoch außerdem zu bedenken, daß die Foraminiferengehäuse auch nach dem Tode der Tiere noch den Einwirkungen der Umwelt unterliegen. Meeresströmungen sowie die Auflösung kalkiger Gehäuse oder Gehäuseteile durch den CO_2-Gehalt des Wassers können eine unerwünschte Sonderung des Materials verursachen, so daß die aufgefundenen Gehäuse eine Zusammensetzung der Population vortäuschen, die nicht mehr der der Lebendgemeinschaft entspricht.

6. *Sekundäre Mischung von Populationen.*

Schließlich sei darauf hingewiesen, daß jede Probe eine Sedimentmächtigkeit von mindestens 10 cm und infolgedessen eine große Anzahl von Foraminiferen-Generationen umfaßt, die gemeinsam bearbeitet werden. Nach der in Kap. A durchgeführten Rechnung wird bei den hier untersuchten Schichten durchschnittlich 1 cm in 300 Jahren abgelagert. Demnach umfaßt jede Probe einen Zeitraum von ungefähr 3000 Jahren. Während dieser Zeit kann sich die Zusammensetzung der *Triplasia*-Gemeinschaft an der Entnahmestelle bereits geändert haben. Zwei- und mehrgipfelige Mischkurven sowie Variationskurven ohne ausgeprägtes Maximum lassen sich unter Berücksichtigung dieser Tatsache erklären.

Aus den vorstehenden Überlegungen ergibt sich, daß eine von der Gesamtevolution unabhängige Schwankung («zufällige Schwankung») in der Entwicklungshöhe stets zu erwarten ist, ja, daß ihr Fehlen als ausgesprochener Sonderfall angesehen werden müßte. Berechnet man zu allen Populationskurven die Mittelwerte (vgl. Kap. C), so liegen die beiden extremsten Werte ($\bar{x}=92{,}3$ und $\bar{x}=42{,}3$) um genau 50 Indizes auseinander. Die zufälligen Schwankungen der Mittelwerte der Populationskurven innerhalb einer durchgehenden Entwicklungslinie umfassen jedoch maximal etwa 10 Index-Werte und werden nur dort größer, wo sich zwei Entwicklungsäste teilen (vgl. Abb. 22). Die durch die oben besprochenen Faktoren verursachte zufällige Schwankungsbreite beträgt also bei der untersuchten Foraminiferengruppe jeweils ungefähr 20% des von der Gesamtevolution umspannten morphologischen Bereiches.

Bei der Betrachtung der einzelnen Variationskurven sei daran erinnert, daß im wesentlichen zwei Gebiete untersucht wurden (vgl. Kap. A), nämlich das Emsland mit dem Ölfeld Georgsdorf im Westen und der Raum Hannover mit dem Ölfeld Lehrte sowie dem etwa 50 km entfernt liegenden Stadthagener Gebiet im Osten. Bei den Proben aus dem *Emsland* handelt es sich um insgesamt 14 Populationen, von denen 13 aus dem Ölfeld Georgsdorf stammen; eine Probe wurde der Bohrung Rhaude 3 entnommen. Die 13 Proben von Georgsdorf verteilen sich auf 10 Bohrungen, von denen drei je zwei Proben geliefert haben. Die Daten der Proben sind in Tab. 11 zusammengestellt. Aus dieser Tabelle geht hervor, daß die drei Probenpaare der Bohrungen Georgsdorf 12, 16 und 31 jedesmal dem oberen und unteren Teil ein und desselben Kerns entnommen sind. Da jeder Kern mehrere Meter lang ist, liegt zwischen jedem dieser Probenpaare ein Zeitabstand von ungefähr 50.000 bis 150.000 Jahren. In einer so kurzen Zeit ist eine deutlich erkennbare Evolution noch nicht zu erwarten; und tatsächlich handelt es sich, vergleicht man die Mittelwerte eines jeden in Frage stehenden Probenpaares untereinander, um Unterschiede, die über den Bereich der zufälligen Schwankung nicht hinausgehen:

Bei der Bohrung Georgsdorf 12 lauten die beiden Mittelwerte 45,6 für die stratigraphisch tiefer liegende Probe (h) und 47,0 für die höhere Population (k); die entsprechenden Zahlen für die Bohrung Georgsdorf 16 lauten a=56,3 (unten) und d=52,4 (oben), und bei der Bohrung Georgsdorf 31 stehen sich die Mittelwerte c=54,3 (unten) und f=55,7 (oben) gegenüber. Den größten stratigraphischen Abstand voneinander weisen die beiden Populationen aus der Bohrung Georgsdorf 16 auf; ihr zeitlicher Unterschied mag sich bereits in der Größenordnung von 100.000 - 200.000 Jahren bewegen. Hier beobachtet man tatsächlich eine Verschiebung der Mittelwerte zu progressiveren, stärker eingedellten Formen, die möglicherweise bereits eine echte Evolution widerspiegelt.

Um die Gesamtentwicklung der Triplasien aus dem Ölfeld Georgsdorf zu erfassen, ist es notwendig, alle aus diesem Gebiet vorliegenden Variationskurven nach ihrer stratigraphischen Höhe zu ordnen und dann zu vergleichen. Die zeitliche Einordnung der Proben wurde nach den Potentialkurven der Bohrungen vorgenommen, wobei das Profil der Bohrung Georgsdorf 31 als Normalprofil zugrunde gelegt wurde. Eine entsprechende Zusammenstellung aller Populationen aus dem Ölfeld Georgsdorf zeigt Abb. 11.

Die Bezeichnung der Kurven mit Buchstaben wurde nach ihrer stratigraphischen Position von unten nach oben vorgenommen. Bei der Betrachtung dieser Folge von Variationskurven zeigt sich mit zunehmender stratigraphischer Höhe eine allmähliche Verschiebung der Maxima nach rechts, d.h. die Populationen werden im Laufe der Zeit immer progressiver. Gleichzeitig werden die Kurven nach und nach enger und höher, mit anderen Worten, die Streuung wird im Verlauf der Entwicklung immer kleiner.

Bei den von den Populationskurven getrennten Einzelexemplaren am linken Rand

Bohrung	Kern (m)	Kurve in Abb.11	Zahl der Exemplare N	Mittelwert der Kurve $\bar{x}$	Mittl. Fehler von $\bar{x}$: $m_{\bar{x}}$	Streuung σ
1	830,0-842,0 Mitte	b	27	73,6	2,4	12,27
3	666,8-670,0 Krone	i	150	49,4	0,4	5,19
11	553,0-555,0 unten	l	166	47,4	0,4	5,61
12	503,55-506,1 oben	k	169	47,0	0,4	5,76
	503,55-506,1 unten	h	157	45,6	0,6	7,26
16	544,8-551,2 oben	d	168	52,4	0,5	6,75
	544,8-551,2 unten	a	30	56,3	1,7	9,03
19	400,0-404,0	m	168	42,3	0,4	5,64
31	576,6-581,6 oben	f	68	55,7	0,9	7,50
	576,6-581,6 unten	c	135	54,3	0,7	7,74
33	ca 450,5	n	24	44,5	1,1	5,16
39	717,9-725,7 Krone	g	174	51,4	0,5	6,33
49	575,6-578,0 Krone	e	229	47,9	0,4	6,45

Tab. 11. Zusammenstellung der Daten über die *Triplasia*-Populationen aus den Bohrungen des Ölfeldes Georgsdorf. Zur Berechnung der Werte für $\bar{x}$, $m_{\bar{x}}$ und σ vgl. Kap. C.

der Abb. 11 (Probe a, g, l, n) handelt es sich um Formen mit fast völlig rundem Querschnitt, also um Haplophragmien, die — im Gegensatz zu den stratigraphisch tiefer liegenden Populationen von Lehrte und Stadthagen (s.u.) — hier bereits einen eigenen Entwicklungszweig darstellen und morphologisch, genetisch und statistisch nicht mehr mit den Triplasien in Zusammenhang stehen.

Weiterhin fällt auf, daß die beiden tiefsten Proben (a und b) mehrgipflig sind. Die geringe Individuenzahl der beiden Populationen (N=30 bzw. 27) kann nicht allein die Ursache dafür sein; denn auch die Variationskurve n enthält nur 24 Exemplare und unterscheidet sich trotzdem in ihrer Zusammensetzung nicht von den anderen Populationen. Der Grund für die Mehrgipfligkeit der Kurven a und b wird also wahrscheinlich eine echte Inhomogenität des vorliegenden *Triplasia*-Materials sein, d.h. die beiden Kurven sind als Mischkurven anzusehen und bestehen aus mehreren, genetisch verschieden zusammengesetzten Populationen. Auffällig ist jedenfalls, daß die Dichtemittel der beiden Kurven ungefähr übereinander liegen (vgl. Tab. 12). D_1 bei Kurve a (98,5) gehört den oben besprochenen Einzelvorkommen von *Haplophragmium* an, die jedoch auch bei der Kurve b nicht fehlen, hier aber nicht als Dichtemittel in Erscheinung treten. Die beiden Werte für D_2 bei Kurve b (77,1 und 72,8) gehören wohl einem gemeinsamen Maximum an; ihre Trennung ist anscheinend lediglich auf die zu geringe Anzahl der vermessenen Exemplare zurückzuführen. Individuen mit einem Index-Wert um 75 kommen auch in den folgenden Variationskurven noch vor, doch treten sie dort als Nebendichtemittel nur in den Kurven g (73,0) und h (71,5) in Erscheinung. In den stratigraphisch am höchsten liegenden Proben i-n sind diese primitiven Triplasien dann völlig verschwunden.

Kurve	D_1	D_2		D_3	D_4
b	—	77,1	72,8	65,8	53,5
a	98,5	77,5		—	53,5

Tab. 12. Dichtemittel der Variationskurven a und b aus dem Ölfeld Georgsdorf (vgl. Abb. 11). Zur Berechnung der Dichtemittel vgl. Kap. C.

Die besprochenen Entwicklungstendenzen der Populationen im Ölfeld Georgsdorf treten noch klarer hervor, wenn man die Mittelwerte für die Variationskurven vergleicht. In der folgenden graphischen Darstellung (Abb. 12) sind dabei aus den oben dargelegten Gründen bei den Kurven a und b neben den Mittelwerten zusätzlich noch die Dichtemittel eingetragen. Außerdem wurden die Streuungswerte mit angegeben, deren allmähliche Abnahme in dieser Darstellung deutlich zum Ausdruck kommt.

Obgleich die Bohrung Rhaude 3 rund 75 km nördlich vom Ölfeld Georgsdorf liegt, gehören beide Gebiete ihrer paläogeographischen Lage nach zusammen. Nach einem Vergleich der entsprechenden Widerstandskurven konnte die Probe aus der Bohrung Rhaude 3 an das Normalprofil von Georgsdorf 31 angeschlossen werden und ließ sich so in die Populationsfolge aus dem Ölfeld Georgsdorf zeitlich einordnen; sie liegt zwischen den Kurven m und n auf Bohrmeter 566,5 im Normalprofil. Die Daten dieser Probe sind in Tab. 13 zusammengestellt.

Beim Vergleich der Zahlen mit den Werten für die Proben aus dem Ölfeld Georgsdorf und bei Betrachtung der Kurve (Abb. 13) fällt sofort die hohe Entwicklungsstufe der Triplasien auf (vgl. Tab. 11 sowie Abb. 11 und 12). Der Mittelwert der Kurve ist sehr progressiv und die Streuung extrem klein; die schmale und hohe Variationskurve fügt sich ohne weiteres in das Bild der Kurvenfolge des Ölfeldes Georgsdorf ein.

Vom *Raum Hannover* sollen zuerst die Populationen aus dem Ölfeld Lehrte behandelt werden. Es handelt sich dabei um 8 Bohrungen mit insgesamt 16 Proben. Die Daten für die Proben sind in Tab. 14 zusammengestellt. Bei der Betrachtung der Bohrungen, die mehrere übereinander liegende

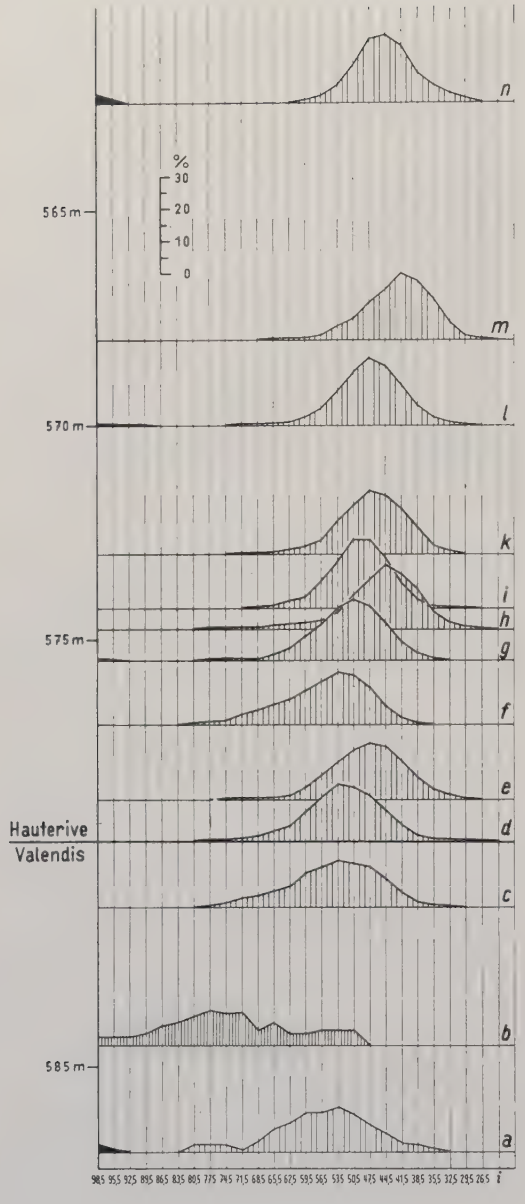

Abb. 11

Populationskurven a-n des Ölfeldes Georgsdorf (vgl. Tab. 11). Ordinate (Zeitskala): Profil der Bohrung Georgsdorf 31 (Normalprofil), auf das alle Kurven stratigraphish bezogen sind; Abszisse: Eindellungsmaß der Gehäuse, die Eindellung nimmt von links nach rechts zu (vgl. Kap. C). Schwarz: *Haplophragmium subaequale*; enge Schraffur: *Triplasia pseudoroemeri*; weite Schraffur: *Triplasia georgsdorfensis*.

Populationen geliefert haben, zeigt sich erneut der Unterschied zwischen zufälliger Schwankung und echter Entiwicklung, auf den schon mehrfach hingewiesen wurde. Die beiden Proben aus der Bohrung Lehrte 21 (Kurven m und n) sind nur ein bis zwei Meter voneinander entfernt; ihre Mittelwerte (m = 75,6, n = 74,7) liegen

Kern (m)	Zahl der Exempl. N	Mittelw. der Kurve $\bar{x}$	Mittl. Fehler von $\bar{x}$: $m_{\bar{x}}$	Streuung σ
2116,7-2118,7 0,4 üb. Krone	81	45,7	0,4	3,9

Tab. 13. Zusammenstellung der Daten über die *Triplasia-Population* einer Probe aus der Bohrung Rhaude 3 (Ostfriesland).

daher, wie zu erwarten, nahe beieinander; die Differenz dieser beiden Werte fällt einwandfrei in den Bereich der « zufälligen Schwankung ». Dasselbe gilt für die drei Kurven aus der Bohrung Lehrte 40 (a, b, e), die sich über eine Distanz von ein bis höchstens zwei Metern erstrecken. Ihre Mittelwerte liegen dementsprechend dicht beieinander (a=83,6, b=81,7, e=82,7). Eine echte Entwicklung ist nicht vorhanden; die Abweichungen der Werte voneinander spiegeln vielmehr auch hier nur zufällige Schwankungen wider. Anders liegt der Fall bei den Proben der Bohrung Lehrte 39. Die Mittelwerte der drei in Frage kommenden Populationskurven (d=82,9, f=76,7, i=68,9) weisen erhebliche Unterschiede auf, die über die Spannweite der zufälligen Schwankung hinausgehen. Die drei Proben erstrecken sich über einen Abstand von etwa 7 m, d.h. über einen Zeitraum, der in der Größenordnung von 100.000-200.000 Jahren liegt und also bereits groß genug ist, um eine phylogenetische Entwicklung zu ermöglichen. Aus der Bohrung Lehrte 42 liegen vier Proben vor (Kurven k, l, p und q). Beim Vergleich der Populationskurven werden in diesem Fall ausnahmsweise die Dichtemittel herangezogen, da die Kurven k und q je zwei ungefähr

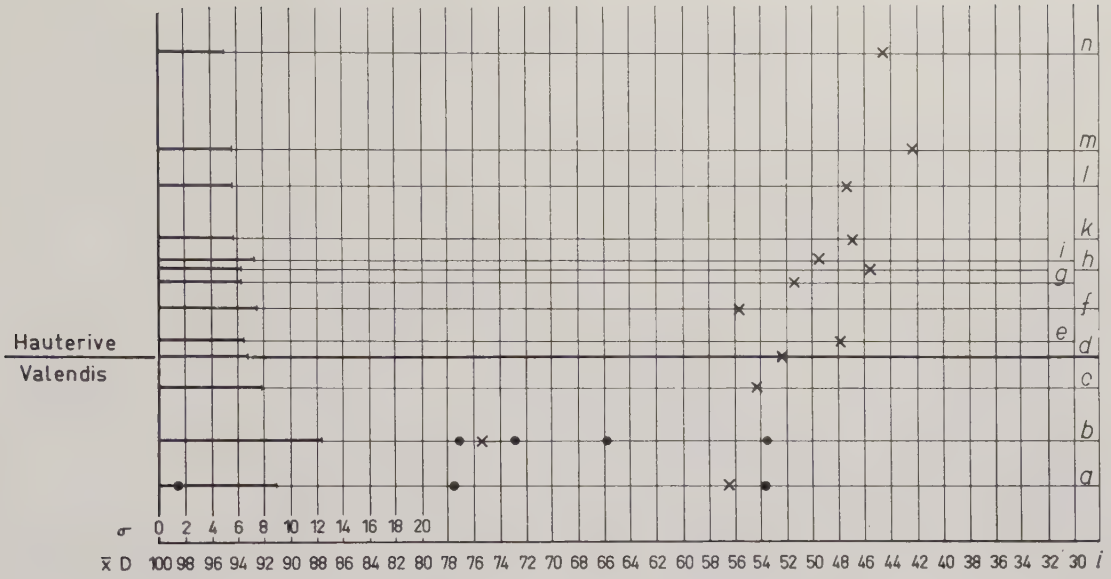

Abb. 12

Mittelwerte ($\bar{x}$) und Streuungsmaße (σ) der Populationskurven a-n aus dem Ölfeld Georgsdorf (vgl. Tab. 11 und Abb. 11). Für die Proben a und b wurden zusätzlich noch die Dichtemittel (D) eingetragen. Ordinate: Zeitskala, auf der die Proben stratigraphisch geordnet sind; Abszisse: Index-Werte für $\bar{x}$, σ und D (vgl. Kap. C). Kreuze: Mittelwerte; Punkte: Dichtemittel; waagerechte Linien: Streuungswerte.

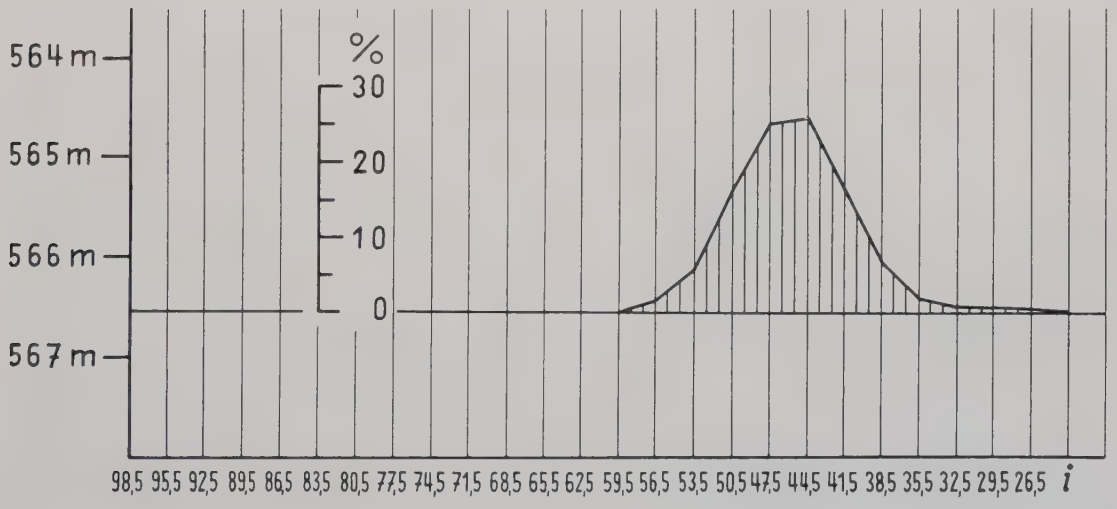

Abb. 13

Populationskurve von *Triplasia georgsdorfensis* aus der Bohrung Rhaude 3, K. 2116,7-2118,7 m, 0,4 m über Krone (vgl. Tab. 13). Ordinate: Normalprofil von Georgsdorf 31 als Zeitskala (vgl. Abb. 11); Abszisse: Eindellungsmaß der Gehäuse (vgl. Kap. C).

gleichstarke Gipfel zeigen und die für sie berechneten Mittelwerte daher nur bedingte Gültigkeit haben (vgl. Abb. 14). In Tab. 15 lassen sich drei Gruppen von Dichtemitteln unterscheiden, die allerdings nicht in jeder der vier Populationen gleichmäßig vertreten sind. Die stark ausgeprägten Gipfelwerte liegen bei den drei unteren Variationskurven k, l und p im ancestralen Teil (D_1, D_2), bei der höchsten Population q dominieren dagegen progressivere Formen (D_2 und D_3). Bei den Kurven k und l kann eine deutliche Schwankung beobachtet werden. Hier handelt es sich möglicherweise um die Folge ökologischer Veränderungen, die die verschiedenen morphologischen Gruppen insgesamt betreffen; denn die Dichtemittel D_1 und D_2 werden beide gleichzeitig verschoben, pendeln aber weiter oben beide wieder zurück, wie die Kurven p und q ausweisen.

Für die Gesamtbetrachtung aller Populationen aus dem Bohrfeld Lehrte (vgl. Abb. 14) wurden die Kurven zunächst stratigraphisch eingeordnet. Das geschah — wie bei den Proben aus dem Ölfeld Georgsdorf — wieder nach den Potentialkurven der Bohrungen, wobei die Bohrung Lehrte 26 als Normalprofil zugrunde gelegt wurde. Stratigraphisch gehören sämtliche Populationen den Astierien- bis Arnoldien-Schichten, also dem hohen Ober-Valendis an. Die stratigraphisch höchste Probe liegt im Normalprofil einen knappen Meter unter der Grenze zum Hauterive. Bei der Betrachtung dieses Gesamtprofils fällt auf, daß zwei bzw. drei Gruppen von Populationen vorhanden sind: Die eine

Bohrung	Kern (m)	Kurve in Abb.14	Zahl der Exemplare N	Mittelwert der Kurve $\bar{x}$	Mittl. Fehler von $\bar{x}$: $m_{\bar{x}}$	Streuung σ
21	1285-1290 Kopf	n	46	74,7	1,0	6,9
	1285-1290 K.1. oben	m	69	75,6	1,2	9,6
26	1106,5-1108,5	h	157	74,3	0,7	8,6
32	1131,9-1133,0 Krone	o	163	91,5	0,4	5,0
34	1148-1150	g	129	88,2	0,7	7,4
39	1115,0-1120,6 Kopf	i	39	68,9	1,5	9,5
	1120,6-1122,35 Krone	f	23	76,7	1,9	9,0
	1122,3-1126,8 KTa, ca 1122,7	d	108	82,9	0,9	9,5
40	1135,0-1138,1 K.1. oben	e	24	82,7	1,9	9,1
	1135,0-1138,1 K.1.	b	49	81,7	1,3	9,1
	1135,0-1138,1 K.1. unten	a	21	83,6	2,2	9,9
42	1090,0-1093,5 Kopf	q	35	74,4	1,7	9,9
	1093,5-1097,9 Kopf	p	139	92,3	0,5	6,3
	1093,5-1097,9 Krone	l	25	89,4	1,4	7,0
	1097,9-1101,9 Kopf	k	54	84,9	1,4	10,3
43	1112,0-1117,0 Krone	c	57	87,5	1,1	8,4

Tab. 14. Zusammenstellung der Daten über die *Hapliophragmium*- und *Triplasia*-Populationen aus den Bohrungen des Ölfeldes Leherte.

Gruppe wird gebildet von den Kurven c, g, k, l, o und p; diese setzen sich hauptsächlich aus ancestralen Formen mit ± rundem Gehäusequerschnitt zusammen (in Abb. 14 schwarz dargestellt). Die zweite Gruppe mit den Kurven f, h, i, m, n und q setzt sich aus relativ progressiven Populationen zusammen, die von der Art *Triplasia pseudoroemeri* gebildet werden; diese Kurven sind in Abb. 14 durch weite Schraffur gekennzeichnet. Zwischen den beiden oben beschriebenen Gruppen liegen die vier Kurven a, b, d, e, die als eine Art Wurzelgruppe am Beginn der Entwicklung stehen und im wesentlichen von Übergangsformen gebildet werden, die weder

Kurve	D_1	D_2	D_3
q	(98,5)	81,8	67,9
p	95,4	—	(68,5)
l	91,0	(77,8)	—
k	95,6	83,0	(67,0)

Tab. 15. Dichtemittel zu den Kurven k, l, p und q der Bohrung Lehrte 42. Angabe in Index-Werten. Die Nebendichtemittel sind eingeklammert.

eindeutig den Haplophramien noch den Triplasien zugerechnet werden können; sie sind durch enge Schraffur in Abb. 14 hervorgehoben. Diese Aufteilung der Populationskurven in zwei bzw. drei Gruppen wird noch klarer, wenn man die Mittelwerte zu jeder Kurve in einem Diagramm aufrägt (Abb. 15). Es ergeben sich zwei Evolutionslinien, die nebeneinander herlaufen. Weiterhin fällt auf, daß die beiden Entwicklungsäste, die von verschiedenen Populationen gebildet werden, deutlich divergieren: Zu Beginn der Entwicklung liegen die Mittelwerte nicht weiter als 6 Indizes auseinander, am Ende dieser kleinen Teilevolution sind es fast 18 Index-Werte. Außerdem verlaufen die beiden Linien nicht ganz gerade; im Bereich der Variationskurven i und k tritt eine Schwankung auf, die beide Entwicklungsäste gleichzeitig erfaßt und in dieselbe Richtung abdrängt, ohne daß die Gesamttendenz der Evolution dadurch verändert wird. Es handelt sich also auch hier offensichtlich wieder um eine « zufällige Schwankung », die ihre Ursache wahrscheinlich in ökologischen Ver-

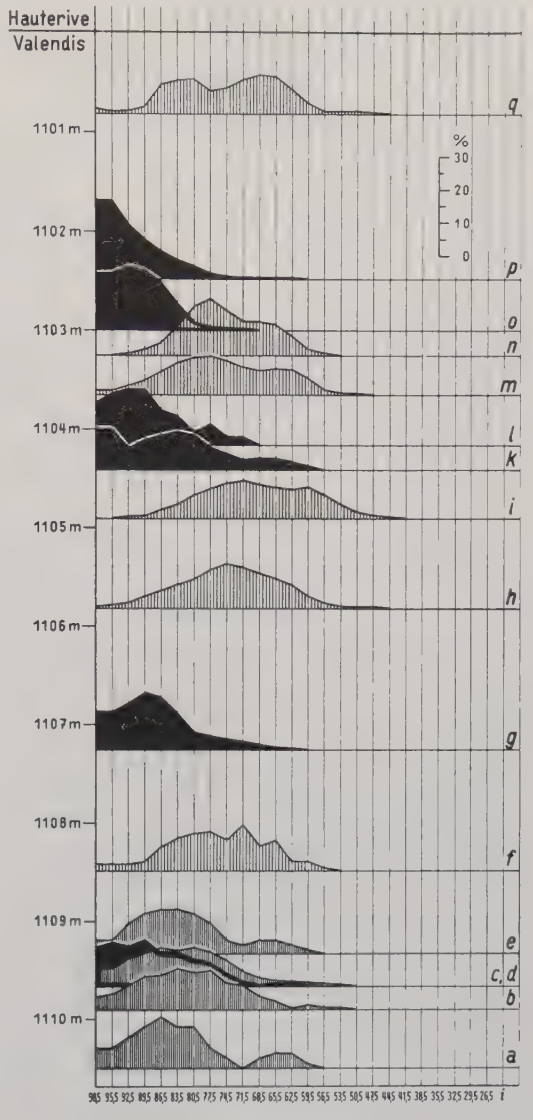

Abb. 14

Die Populationskurven a-q des Ölfeldes Lehrte (vgl. Tab. 14). Ordinate (Zeitskala): Profil der Bohrung Lehrte 26 (Normalprofil), auf das alle Kurven stratigraphisch bezogen sind; Abszisse: Eindellungsmaß der Gehäuse (vgl. Kap. C). Schwarz: *Haplophragmium subaequale*; enge Schraffur: Wurzelgruppe der *Triplasia pseudoroemeri;* weite Schraffur: *Triplasia pseudoroemeri.*

änderungen hat. Zur weiteren Erörterung dieser Frage wird auf Kap. E verwiesen.

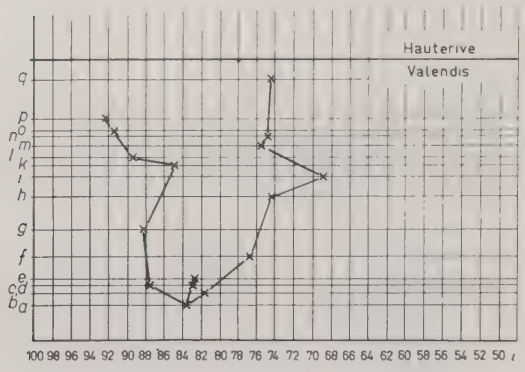

Abb. 15

Graphische Darstellung der Mittelwerte ($\bar{x}$) der Populationskurven a-q aus dem Ölfeld Lehrte (vgl. Tab. 14 und Abb. 14). Ordinate: Zeitskala, auf der die Proben stratigraphisch geordnet sind; Abszisse: Index-Werte für $\bar{x}$ (vgl. Kap. C).

Die Ölfelder Broistedt und Höver liegen in demselben buchtenreichen Unterkreide-Küstengebiet wie das Bohrfeld Lehrte; Höver ist von letzterem nur wenige Kilometer entfernt, Broistedt liegt dagegen etwa 30 km östlich. Aus den beiden Ölfeldern wurden insgesamt drei Proben bearbeitet (Bohrung Broistedt 39 b, Höver 12 und Höver 20). Die Bohrung Broistedt 39 b ließ sich mit Hilfe der Potentialkurve an das Normalprofil des Feldes Lehrte (Lehrte 26) anschließen, bei den beiden Proben aus dem Ölfeld Höver gelang eine entsprechende Parallelisierung aufgrund der Widerstandskurven, so daß alle drei Populationen stratigraphisch in die Kurvenfolge von Lehrte eingeordnet werden konnten. Die Daten der drei Proben sind in Tabelle 16 aufgeführt, die entsprechenden Variationskurven sind in den Abbildungen 16 und 17 dargestellt. Aus den gewonnenen Daten ergibt sich, daß alle drei Kurven stratigraphisch oberhalb der Grenze Valendis/Hauterive und damit über den Ober-Valendis-Proben aus dem Ölfeld Lehrte liegen. Dementsprechend sind die Populationen von ihren Vorläufern im Raum Lehrte sehr verschieden: Es handelt sich um eingipflige, hohe Populationskurven der Art *Triplasia georgsdorfensis*, die in diesem Gebiet zur Zeit des Valendis noch nicht auftrat; denn auch bei dem « progressiven » Ast der Variationskurven von Lehrte handelte es sich immer noch um *Triplasia pseudoroemeri*. Dagegen entsprechen die drei Populationen des Unter-Hauterive aus Broistedt und Höver nach Aussehen und Progressivität den Kurven von Georgsdorf.

Schließlich seien die Populationskurven aus der Tongrube der Ziegelei Kuhlemann bei *Stadthagen* besprochen. Stadthagen liegt rund 50 km westlich der Ölfelder Lehrte und Höver, doch scheinen im hohen Ober-Valendis in beiden Gebieten ähnliche Bedingungen geherrscht zu haben. Die aus der Ziegeleigrube entnommenen sieben Proben gehören den Astierien- bis Arnodien-Schichten an; sie stammen also aus derselben Zeit wie die *Triplasia*-Populationen aus dem Bohrfeld Lehrte. Die Daten dieser Proben sind in Tab. 17 zusammengestellt, die Kurven selbst

Bohrung	Kern (m)	Bohrmeter im Normalprofil (Lehrte 26)	Kurve in Abb. 16 u. 17	Zahl der Exempl. N	Mittelw. der Kurve $\bar{x}$	Mittl. Fehler von $\bar{x}$: $m_{\bar{x}}$	Streuung σ
Broistedt 39 b	810 - 812 Krone	1099,5	-	150	47,9	0,4	4,7
Höver 12	645-647,5 0,5 u. Kopf	1098,2	b	179	47,6	0,4	5,2
Höver 20	683-686 Kopf	1098,9	a	185	46,9	0,4	5,4

Tab. 16. Zusammenstellung der Daten über die *Triplasia*-Populationen aus den Bohrungen der Ölfelder Broistedt und Höver.

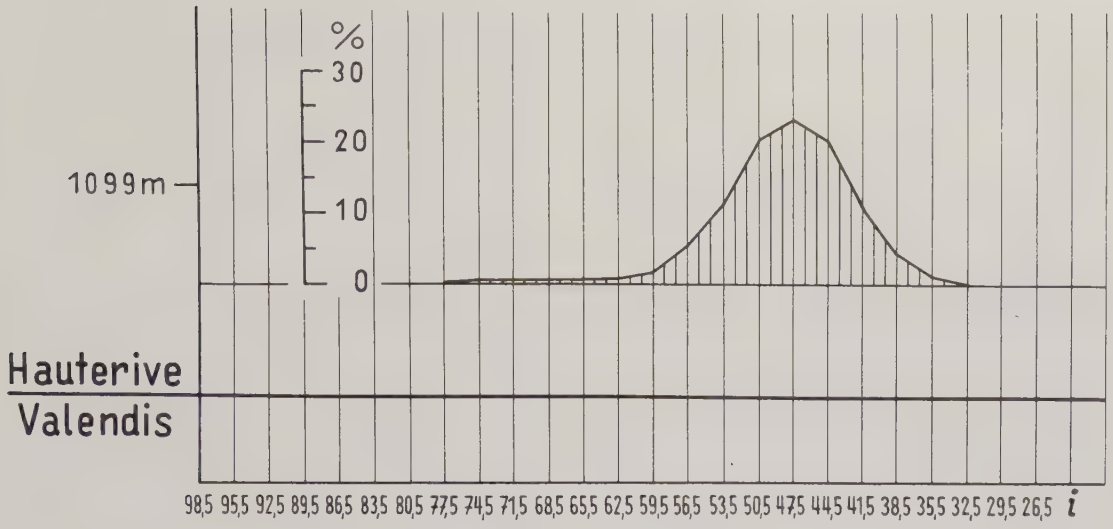

Abb. 16

Populationskurve von *Triplasia georgsdorfensis* aus der Bohrung Broistedt 39 b, K. 810-812 m, Krone (vgl. Tab. 16). Ordinate: Normalprofil von Lehrte 26 als Zeitskala (vgl. Abb. 14); Abszisse: Eindellungsmaß der Gehäuse (vgl. Kap. C).

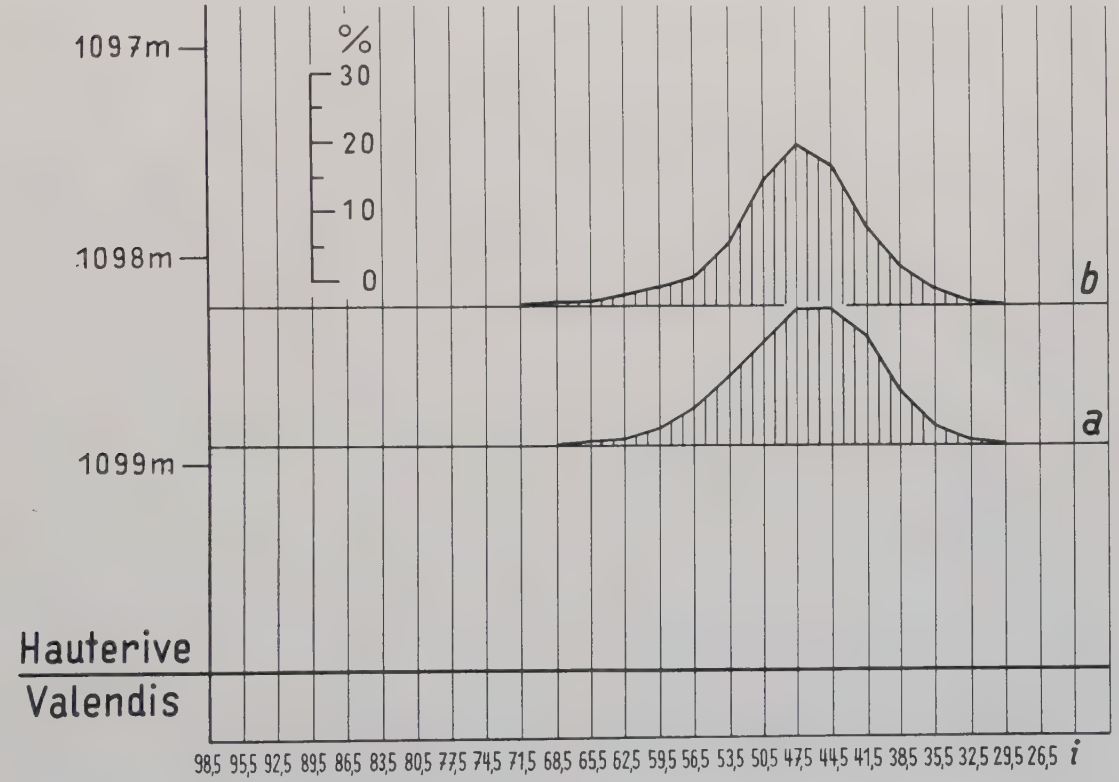

Abb. 17

Populationskurven a-b von *Triplasia georgsdorfensis* aus dem Ölfeld Höver (vgl. Tab. 16). Ordinate: Normalprofil von Lehrte 26 als Zeitskala (vgl. Abb. 14); Abszisse: Eindellungsmaß der Gehäuse (vgl. Kap. C).

sind in Abb. 18 aufgetragen worden. Zu Tab. 17 ist zu bemerken, daß es sich bei der Populationskurve c um die Exemplare einer Sammelprobe handelt, bei der die Triplasien aus drei benachbarten Proben (6,10 m, 6,40 m und 6,70 m unter der Oberkante der Tongrube) gemeinsam bearbeitet wurden, da die einzelnen *Triplasia*-Populationen für sich allein zu zahlenschwach waren.

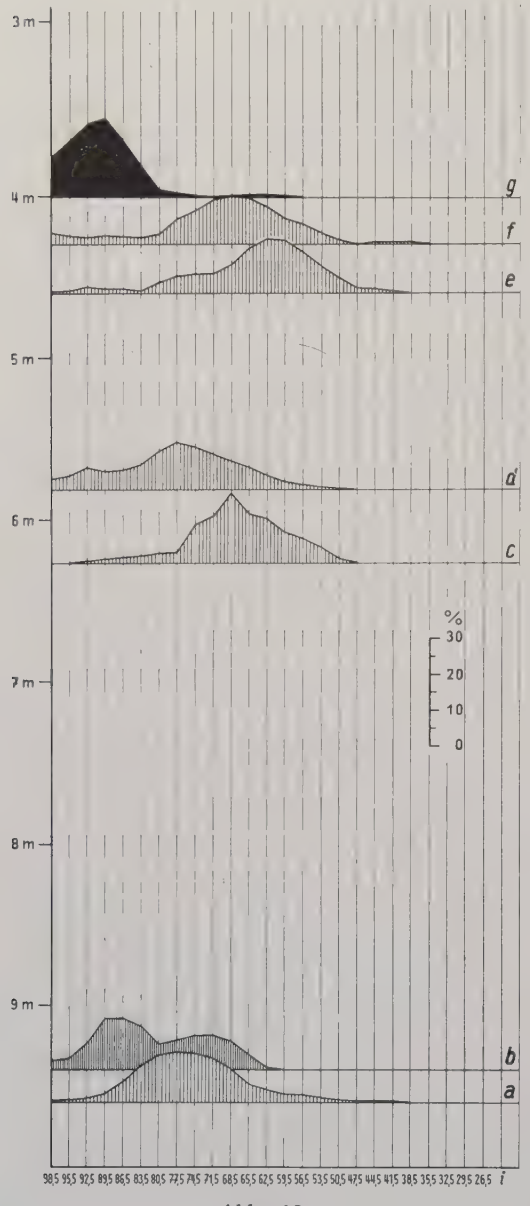

Abb. 18

Populationskurven a-g aus der Tongrube der Ziegelei Kuhlemann bei Stadthagen (vgl. Tab. 17). Ordinate (Zeitskala): Profil der Wand an der Proben-Entnahmestelle; Abszisse: Eindellungsmaß der Gehäuse (vgl. Kap. C). Schwarz: *Haplophragmium subaequale;* enge Schraffur: Wurzelgruppe der *Triplasia pseudoroemeri*; weite Schraffur: *Triplasia pseudoroemeri.*

Bei den Populationen aus der Ziegelei Stadthagen fällt auf, daß fünf der insgesamt sieben Variationskurven (a, c, d, e und f) ungefähr dem progressiven Ast der Populationen aus dem Ölfeld Lehrte entsprechen. Kurve g dagegen ist ausgesprochen ancestral, und die Variationskurve b entspricht dem Mittelwert nach etwa der « Wurzelgruppe » der Proben aus dem Gebiet von Lehrte. Betrachtet man jedoch die Dichtemittel der zweigipfeligen Mischkurve b, so erkennt man bereits eine deutliche Sonderung in

Abstand von Erdoberfl. (m)	Kurve in Abb. 18	Zahl der Exempl. N	Mittelw. der Kurve $\bar{x}$	Mittl. Fehler von $\bar{x}$: $m_{\bar{x}}$	Streuung σ
4,00	g	99	90,3	0,6	5,9
4,30	f	91	70,2	1,2	11,1
4,60	e	56	64,6	1,3	10,0
5,80	d	130	77,6	0,9	10,2
6,10-6,70	c	63	67,4	0,9	7,4
9,40	b	42	81,4	1,3	8,6
9,60	a	119	75,2	0,8	8,7

Tab. 17. Zusammenstellung der Daten über die *Triplasia*-Populationen aus der Tongrube der Ziegelei Kuhlemann bei Stadthagen.

einen ancestralen Anteil mit D=88,0 und ein etwas schwächeres progressives Dichtemittel von 73,0. Überhaupt ist das Auftreten mehrerer Gipfel offensichtlich eine häufige Erscheinung in den Variationskurven von Stadthagen, die mit Ausnahme der Populationen a und c alle als Mischkurven angesehen werden müssen. Die Kurven d, e und f weisen ancestrale Nebendichtemittel, die Kurve g dagegen ein progressives Nebendichtemittel auf. Aus allen diesen Beobachtungen geht hervor, daß auch die Popula-

tionen von Stadthagen — wie die von Lehrte — deutlich in zwei divergierenden Entwicklungslinien angeordnet sind. Zur Verdeutlichung dieser Tatsache sind in Abb. 19 die Mittelwerte aufgetragen; für Kurve b wurden dabei wegen ihrer Zweigipfeligkeit zusätzlich noch die Dichtemittel eingetragen. Zur Deutung dieser Beobachtungen sei auf Kap. E verwiesen.

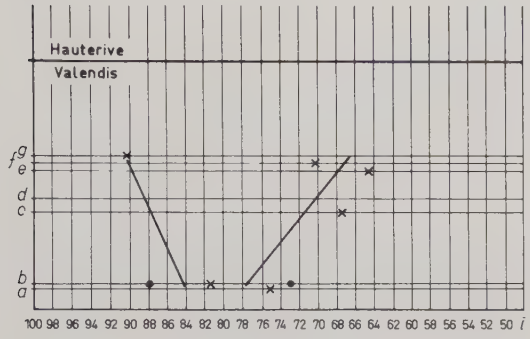

Abb. 19

Graphische Darstellung der Mittelwerte ($\bar{x}$) der Populationskurven a-g aus der Tongrube der Ziegelei Kuhlemann bei Stadthagen (vgl. Tab. 17 und Abb. 18). Für die Probe b wurden zusätzlich noch die Dichtemittel (D) eingetragen. Ordinate: Zeitskala, auf der die Proben stratigraphish geordnet sind; Abszisse: Index-Werte für $\bar{x}$ und D (vgl. Kap. C). Kreuze: Mittelwerte; Punkte: Dichtemittel.

E. PHYLOGENIE

Als Grundlage für phylogenetische Untersuchungen an fossilen Foraminiferen müssen der Bau und die Morphologie des Gehäuses angesehen werden. In Kap. C wurde bereits darauf hingewiesen, daß im vorliegenden Fall der Gehäusequerschnitt das für die Evolution entscheidende morphologische Merkmal ist. Vergleicht man nun *Haplophragmium subaequale, Triplasia pseudoroemeri* und *Tr. georgsdorfensis* nach ihrer morphologischen Ausbildung miteinander (vgl. Kap. B und C), so zeigt sich, daß zwischen *Haplophragmium* und *Triplasia* ein lückenloser Übergang besteht. Bisher wurden diese beiden Gattungen streng getrennt: Bartenstein (1952 a) nahm *Haplophragmium* aus der von ihm für die Triplasien vermuteten Entwicklungsreihe ganz heraus, während Hagn (1953) nur eine mittelbare Verbindung zwischen den beiden Gattungen annahm. Bei Betrachtung des vorliegenden Materials zeigt sich jedoch eine so enge Verwandtschaft zwischen *Haplophragmium subaequale* und *Triplasia pseudoroemeri,* daß eine eindeutige Trennung überhaupt nicht vorgenommen werden kann. Faßt man alle Variationskurven aus dem Ober-Valendis in einer Summenkurve zusammen (vgl. Abb. 20 sowie Kap. C), so ergibt sich das Bild einer völlig einheitlichen « Population ». Eine gewisse Trennung der beiden Arten läßt sich statistisch erst erkennen, wenn man die Dichtemittel bzw. die Mittelwerte betrachtet (vgl. Abb. 21): Die relativ gleichmäßige Verteilung dieser statistischen Parameter im Ober-Valendis wird nur an einer Stelle etwas deutlicher unterbrochen, nämlich bei i=80; hier etwa kann auch nach morphologischer Beurteilung eine « Grenze » zwischen den beiden in Frage stehenden Arten gezogen werden (vgl. Tab. 2).

Wie bereits in Kap. C erwähnt, sind die Mittelwerte für derartige Untersuchungen dann unbrauchbar, wenn sie aus Populationskurven gewonnen werden, die eine deutliche Mischkurve mit zwei starken Maxima darstellen. Das gilt bei dem bearbeiteten Material nur für drei Variationskurven, nämlich für Lehrte k und q sowie für Stadthagen b (Abb. 14 und 18); die entsprechenden Mittelwerte (i= 89,4; 74,4; 81,4) stören jedoch das Gesamtbild nicht und brauchen daher nicht besonders berücksichtigt zu werden.

Triplasia georgsdorfensis ist im Unter-Hauterive und im Grenzbereich Valendis/Hauterive (Populationskurven Georgsdorf a, c und d in Abb. 11) bereits als selbständige Art vorhanden. Übergangsformen, die zu *Triplasia pseudoroemeri* vermitteln könnten, treten in der *noricum*-Zone kaum noch auf, während sie im obersten Ober-Valendis in großer Zahl vorhanden sind. Die Grenze zwischen *Triplasia pseudoroemeri* und *Triplasia georgsdorfensis* ist jedoch etwas klarer erkenntlich als diejenige zwischen *Triplasia*

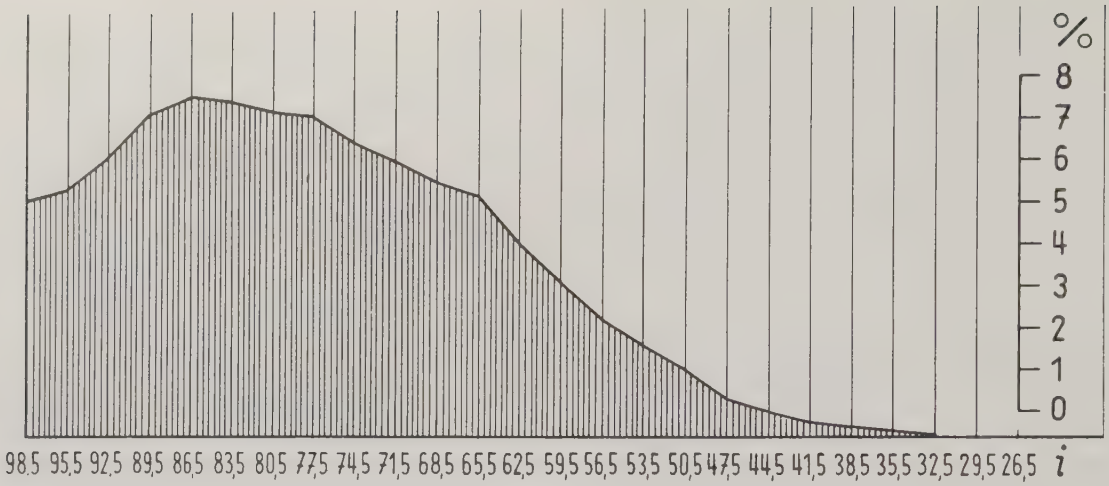

Abb. 20

Summenkurve aller Variationskurven der *Haplophragmium-* und *Triplasia*-Populationen, aus dem Ober-Valendis der Ölfelder Lehrte und Georgsdorf sowie aus der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen. Ordinate: Prozentuale Häufigkeit der Exemplare pro Index-Klasse; Abszisse: Eindellungsmaß der Gehäuse (vgl. Kap. C).

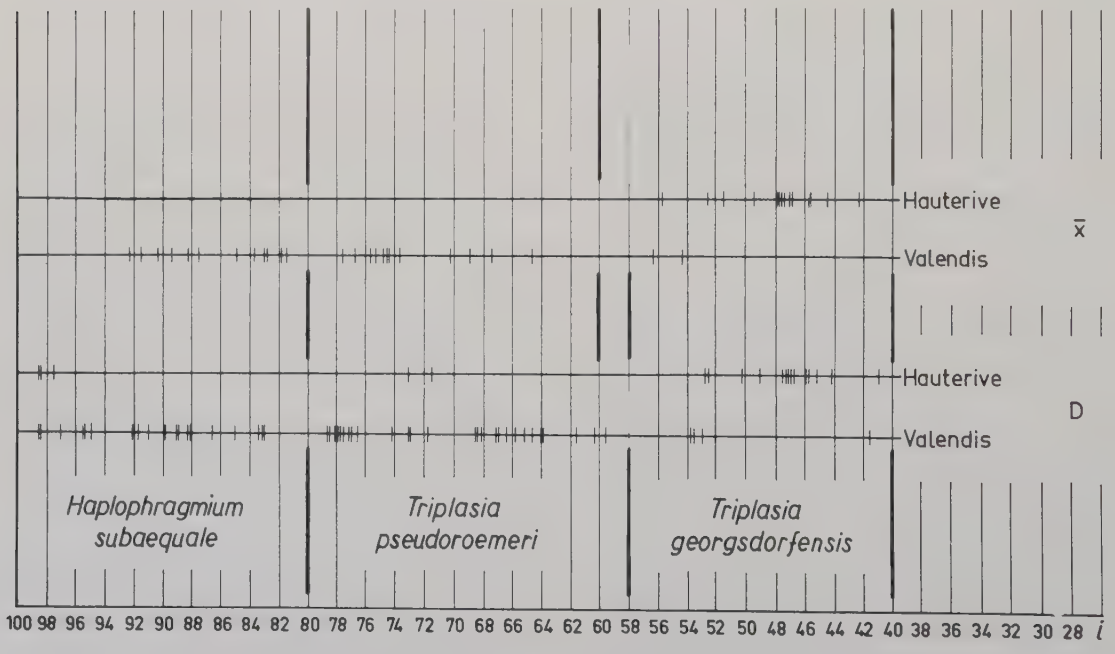

Abb. 21

Zusammenstellung der Mittelwerte ($\bar{x}$) und Dichtemittel (D) aller *Haplophragmium-* und *Triplasia-Populationen* aus dem Valendis und Hauterive der Ölfelder Georgsdorf, Lehrte und Höver, der Bohrungen Rhaude 3 und Broistedt 39 b und der Ziegeleigrube Kuhlemann bei Stadthagen. Auf der Abszisse ist das Maß für die Eindellung der Gehäuse (i) aufgetragen (vgl. Kap. C).

pseudoroemeri und *Haplophragmium subaequale*; sie liegt, wie sich aus der Verteilung der Parameter (Abb. 21) ersehen läßt, ungefähr bei i = 60, und diese Zäsur entspricht wiederum der Grenze, die man ohne Zuhilfenahme der Statistik morphologisch etwa zwischen die beiden Arten legen würde.

Gleichzeitig mit dem Grad der Kantenbildung bzw. der Eindellung der Kammerseiten verändert sich als weiteres Merkmal die Kammerzahl der Triplasien und Haplophragmien: Je progressiver die Population ist, um so mehr Kammern sind im Durchschnitt an der Gehäusebildung beteiligt (vgl. Kap. C). Allerdings ist diese Änderung nur sehr gering, und sie ist überdies so großen Schwankungen unterworfen, daß sich eine Korrelation zwischen der Progressivität im Gehäusequerschnitt und der Kammerzahl nur statistisch nachweisen läßt. In Tab. 18 sind die entsprechenden Zahlen niedergelegt. Es wurden dazu sowohl für jede untersuchte Population als auch für jede Art der Durchschnittswert für die Kammerzahl nach der Methode der üblichen Mittelwertberechnung bestimmt.

Art	*Haplophragm. subaequale*	*Triplasia pseudoroem.*	*Triplasia georgsdorf.*
i	80-100	60-80	40-60
Durchschnittskammerzahlen der Populationen	1,60-2,50	1,92-2,54	2,12-2,92
Durchschnittskammerzahl aller Gehäuse der Arten	1,90	2,23	2,58

Tab. 18. Durchschnittswerte für die Kammerzahlen von *Haplophragmium subaequale, Triplasia pseudoroemeri* und *Triplasia georgsdorfensis.*

Als weiteres Merkmal, das sich gleichsinnig zur Progressivität der Gehäusequerschnitte ändert, ist die Größe der Triplasien zu nennen: Hier sind es vor allem die Maximalwerte, die eine geringe, statistisch aber einwandfrei erfaßbare Entwicklung zeigen (vgl. Tab. 19).

Ein viertes Merkmal, das sich gleichsinnig mit den oben beschriebenen Entwicklungen umgestaltet, stellt der Verlauf der Kammernaht dar: Während diese Suturlinie bei den Haplophragmien im allgemeinen ungefähr senkrecht zur Längsachse des Gehäuses und gerade verläuft, ist sie bei den Triplasien geknickt oder geschwungen. Mit zunehmender Progressivität des Gehäusequerschitts wird im Durchschnitt auch die Knickung bzw. Schwingung der Kammersutur stärker. Vermutlich steht diese Veränderung in Korrelation mit der tieferen Eindellung der Gehäuse, die u.a. eben auch dadurch zustande kommt, daß die Kammerbasis auf den Kanten weiter unten ansetzt als in den dazwischenliegenden, eingebuchteten Gehäuseteilen. Bei einer solchen Bauweise wird Material eingespart, ohne daß die Festigkeit der Gehäuse darunter leidet. Diese Veränderungen sind jedoch metrisch nur schwer erfaßbar und außerdem auch noch abhängig von dem jeweiligen Typ der *Triplasia* (s.u.), so daß

Art	*Haplophragm. subaequale*	*Triplasia pseudoroem.*	*Triplasia georgsdorf.*
i	80-100	60-80	40-60
Minimale Länge	0,80	0,75	0,80
Maximale Länge	1,30 (1,50)	1,45 (1,54)	1,65
Durchschnittslänge	1,00	etwas über 1,00	1,20
Minimale Breite	0,25	0,30	0,35
Maximale Breite	0,70	0,75	1,10

Tab. 19. Länge und Breite der Arten *Haplophragmium subaequale, Triplasia pseudoroemeri* und *Triplasia georgsdorfensis.* Die Längenwerte beziehen sich ausnahmslos auf dreikammerige Exemplare, während die Breitenmaße ohne Rücksicht auf die Kammerzahl der Individuen gegeben werden. Angaben in mm.

die diesbezügliche Ausbildung in verschiedenen Populationen unterschiedlich sein kann. Zusammenfassend kann jedoch gesagt werden, daß die Gesamttendenz der Entwicklung in Korrelation zwischen dem Gehäusequerschnitt und der Ausbildung der Kammersutur auf eine stärkere Schwingung der Kammernähte hinzielt.

Während die oben beschriebenen Merkmale — Gehäusequerschnitt, Kammerzahl, Länge, Breite und Kammersutur — eine deutlich erkennbare, wohl selektiv gesteuerte Evolution zeigen, lassen sich daneben eine Reihe von Unterschieden in der Gehäuseausbildung festellen, die offensichtlich keine entwicklungsspezifische Bedeutung haben; die einzelnen Gehäusetypen existieren nebeneinander, ohne daß eine erkennbare Auslese stattfindet, oder der Selektionsvorteil war so schwach, daß eine entsprechende Evolution in dem beobachteten Zeitraum nicht sichtbar geworden ist. Es handelt sich im wesentlichen um vier verschiedene Merkmale:

1. Verhältnis von Länge und Breite des Gehäuses;
2. Vergrößerung der Kammerbreite im Laufe der ontogenetischen Entwicklung;
3. Tiefe der Kammersutur;
4. Ansatz der Mündung.

Zu 1. Während bei *Haplophragmium* und *Triplasia pseudoroemeri* lange, schmale Formen die Regel bilden — vorausgesetzt, daß genügend Kammern ausgebildet worden sind —, findet man unter den progressiven Individuen von *Triplasia georgsdorfensis* außerdem auch ausgesprochen breite Gehäuse, d.h. die starke Eindellung im Gehäusequerschnitt erlaubt offensichtlich die Ausbildung extrem breiter Formen ohne übermäßige Protoplasma-Zunahme und ohne Selektionsnachteil.

Zu 2. Sehr oft bleibt die Kammerbreite im Laufe des Wachstums nicht gleich, sondern vergrößert sich mit jeder neuen Kammer, so daß der Gehäuselängsschnitt eine schmal-dreieckige Gestalt annimmt. Diese Tendenz tritt vereinzelt und in geringem Maße bereits bei manchen Haplophragmien in Erscheinung, worauf auch Lutze (1960) hingewiesen hat; eine extreme Verbreiterung im Laufe der ontogenetischen Entwicklung findet sich jedoch erst bei den *georgsdorfensis*-Formen, da hier auch allgemein breitere Gehäuseformen ausgebildet werden.

Zu 3. Von der Tiefe der Kammersutur hängt es ab, ob die Kanten glatt ausgebildet sind oder ob jeder neue Kammeransatz eine Unterbrechung der Kantenlinie hervorruft; entsprechende Formen sind in allen Übergängen vorhanden.

Zu 4. Die Mündung kann vorgezogen oder abgestutzt sein, jedoch lassen sich auch hier nicht zwei voneinander getrennte Gruppen unterscheiden; vielmehr besteht ein lükkenloser Übergang von einem Extrem zum anderen.

Alle vier Merkmale variieren unabhängig voneinander, so daß verschiedene « Typen » ausgebildet werden, ohne daß die dadurch entstandene Formenmannigfaltigkeit für die Evolution selbst von Bedeutung zu sein scheint. Man könnte sich allerdings vorstel-

---

Abb. 22

Darstellung der Evolution der *Haplophragmium-Triplasia*-Gruppe in der Astierien-, Arnoldien- und *noricum*-Zone unter Verwendung der Mittelwerte ($\bar{x}$) der Variationskurven. Sämtliche vermessenen Populationen sind berücksichtigt. Ordinate: Zeitskala für das Stadthagener Gebiet=A, für die Braunschweiger Bucht=B (Bohrung Lehrte 26) und für das Emsland=C (Bohrung Georgsdorf 31); Abszisse: Eindellungsmaß der Gehäuse. Kreuze: Mittelwerte der Populationskurven aus der Braunschweiger Bucht, senkrechte Striche: aus dem Stadthagener Gebiet, Punkte: aus dem Emsland; waagerechte Linien: Mittlere Fehler der Mittelwerte ($m_{\bar{x}}$). Für die von den *Triplasia*-Populationen getrennten einzelnen Haplophragmien aus Georgsdorf sind die Mittelwerte ohne Angabe ihres mittleren Fehlers eingetragen (vgl. Kap. C).

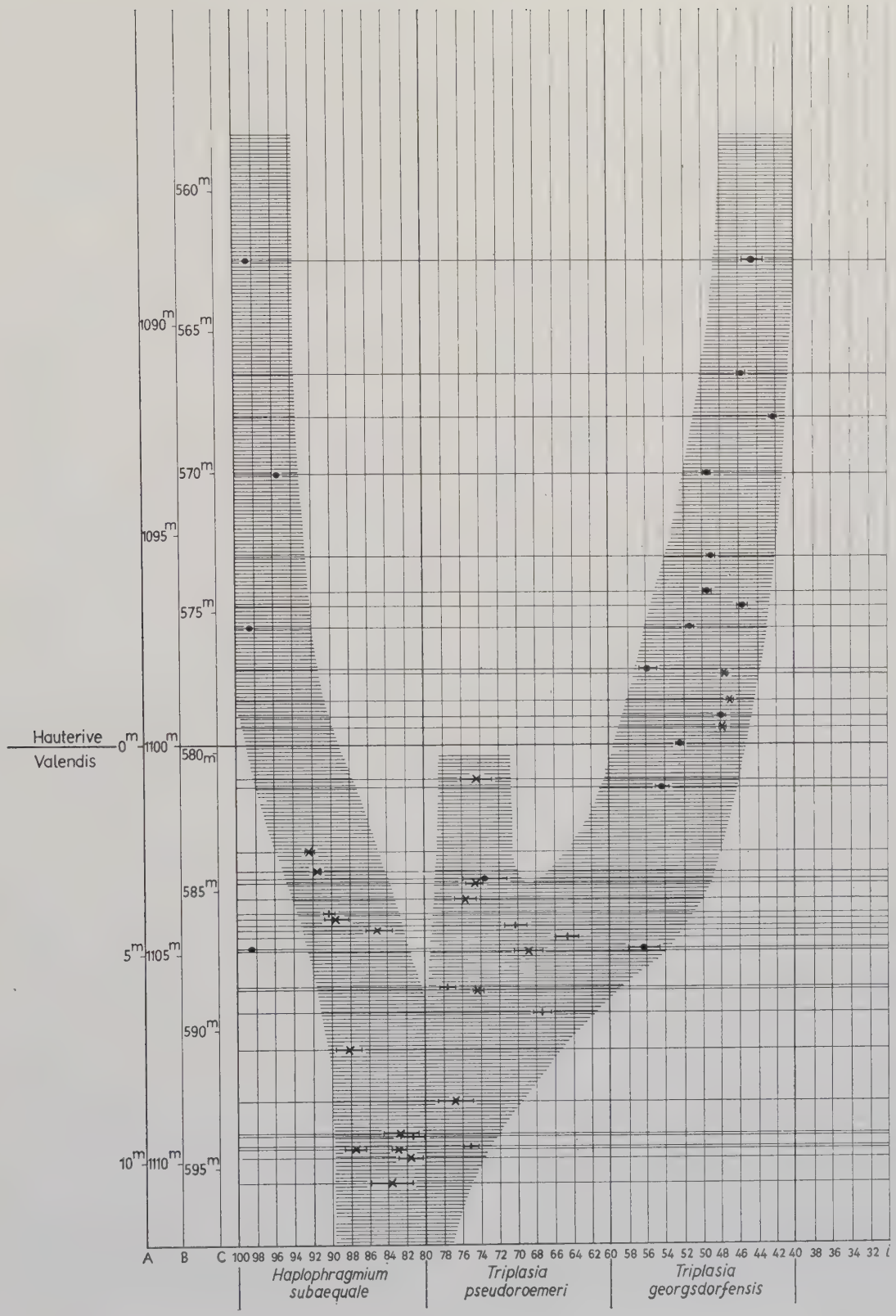
560m
1090m
565m
570m
1095m
575m
Hauterive
Valendis
0m
1100m
580m
585m
5m
1105m
590m
10m
1110m
595m
A B C
100 98 96 94 92 90 88 86 84 82 80 78 76 74 72 70 68 66 64 62 60 58 56 54 52 50 48 46 44 42 40 38 36 34 32
Haplophragmium subaequale
Triplasia pseudoroemeri
Triplasia georgsdorfensis

Abb. 22

len, daß unter gewissen Lebensbedingungen auch diese « neutralen » Merkmale selektionswirksam werden und schließlich zu einer Neubildung von Unterarten und Arten führen, doch lassen sich im vorliegenden Falle dafür keine Anhaltspunkte finden. Aus diesem Grunde braucht bei weiteren Überlegungen zur Evolution der *Haplophragmium-Triplasia*-Gruppe auf diese vier Merkmale nicht mehr eingegangen zu werden. Da sich überdies die Kammerzahl, die Größe der Gehäuse und der Verlauf der Kammersutur — wie oben erwähnt — in Korrelation mit der Eindellung der Kammerseiten verändern, wird im folgenden nur noch der Gehäusequerschnitt berücksichtigt, dessen Veränderung als repräsentativ für die Evolution der untersuchten Formen angesehen werden kann.

Es soll nun versucht werden, ein Gesamtbild der Entwicklung der *Haplophramium-Triplasia*-Gruppe für den untersuchten Zeitraum zu geben. Dazu ist es zuerst notwendig, die Profile der verschiedenen Fundorte zu parallelisieren, um eine stratigraprisch gesicherte Gesamtdarstellung aller Populationen zu ermöglichen. Da die Probe aus der Bohrung Rhaude 3 bereits an das Normalprofil des Ölfeldes Georgsdorf angeschlossen und die Populationen aus den Feldern Höver und Broistedt mit dem Lehrter Normalprofil parallelisiert werden konnten (vgl. Kap. D), verbleibt nun noch die Aufgabe, die beiden Normalprofile von Lehrte und Georgsdorf untereinander und mit dem Profil aus der Tongrube Kuhlemann bei Stadthagen stratigraphisch in Einklang zu bringen. Als Bezugslinie wird die Valendis/Hauterive-Grenze verwendet. Aus dem Vergleich der Normalprofile von Lehrte 26 und Georgsdorf 31 (vgl. Kap. D) ergibt sich, daß die Ablagerungsgeschwindigkeit an diesen beiden Bohrpunkten unterschiedlich war; die Sedimentmächtigkeit ist im Raum von Georgsdorf ungefähr um die Hälfte größer als im Ölfeld Lehrte. Das Normalprofil von Georgsdorf 31 wurde daher um den entsprechenden Betrag zusammengeschoben, um auf diese Weise die beiden Profile stratigraphisch einander anzugleichen. In der Tongrube bei Stadthagen lag die Valendis/Hauterive-Grenze am Entnahmepunkt genau an der Oberkante der Grubenwand, wie sich an Untersuchungen von Parallelprofilen nachweisen ließ. Durch Vergleich der Schichtenfolge von Stadthagen mit dem Bohrprofil von Lehrte 26 ergab sich eine ungefähre Übereinstimmung in der Sedimentmächtigkeit, so daß ein unmittelbarer Anschluß an das Lehrter Normalprofil vorgenommen werden konnte.

Eine Übersicht über die Evolution der untersuchten Foraminiferengruppe vermittelt bereits die Zusammenstellung der Mittelwerte der Populationskurven, wie es in Abb. 22 demonstriert ist. Man sieht daraus, daß von einer « Wurzelgruppe », deren Mittelwerte auf den Indizes zwischen 80 und 85 liegen, zwei Linien abzweigen: Ein *Haplophragmium*-Ast, dessen Mittelwerte mit $i > 85$ gekennzeichnet sind, und ein progressiver *Triplasia*-Ast mit $i < 80$ für $\bar{x}$ Diese zweite Linie teilt sich etwas später noch einmal in einen *Triplasia pseudoroemeri*-Zweig mit Mittelwert-Indizes zwischen 60 und 80 und einen *Triplasia georgsdorfensis*- Zweig mit $\bar{x}$-Werten, die zwischen 40 und 60 liegen. Während die *pseudoroemeri*-Gruppe noch vor Erreichen der Valendis/Hauterive-Grenze erlischt, kommt der *georgsdorfensis*-Zweig erst im Unter-Hauterive zu voller Entfaltung. *Haplophragmium subaequale* geht ebenfalls, vom Valendis kommend, im Hauterive weiter, doch tritt es oberhalb der Stufen-Grenze nur noch als seltene Einzelform sporadisch auf.

Im einzelnen läuft die Entwicklung jedoch komplizierter ab. In Kap. D war bereits auf die zufälligen Schwankungen hingewiesen worden, für die insgesamt 6 mögliche Ursachen genannt wurden:

1) Veränderung der Zusammensetzung der Population durch Schwankungen der Selektionsbedingungen,

2) Sonderentwicklungen durch Isolation,

3) Populationswanderungen,

4) modifikative Veränderungen,

5) physikalische und chemische Einwirkungen auf Thanatocönosen,

6) sekundäre Mischung von Populationen.

Grundsätzlich muß damit gerechnet werden, daß alle Faktoren auf die Ausbildung der Populationen Einfluß haben; es ist jedoch nicht anzunehmen, daß die Formen-Gemeinschaft durch sämtliche Einwirkungen gleichzeitig verändert wird; ebenso ist es unwahrscheinlich, daß sich alle Veränderungen gleichsinnig auswirken, beispielsweise in Richtung auf die Heraussonderung progressiver Typen. Viel eher wird der Fall eintreten, daß die einzelnen Faktoren entgegengesetzte Wirkungen hervorbringen und sich dadurch teilweise gegenseitig aufheben, so daß die Zuzammensetzung der Populationen nicht so stark verändert wird, wie man es auf den ersten Blick vielleicht annehmen könnte. Wie die Zusammensetzung der Populationen im einzelnen beeinflußt und verändert wird, läßt sich nachträglich nicht mehr genau feststellen; in manchen Fällen lassen sich jedoch zumindest einige der möglichen Faktoren, die auf das Untersuchungsmaterial eingewirkt haben können, ausschalten. In Abb. 15 (Kap. D) z.B. weichen die beiden Entwicklungslinien der *Haplophragmium-Triplasia*-Gruppe zur selben Zeit nach rechts in die progressive Richtung ab und schwingen anschließend wieder zurück (Kurve i und k). Die beiden Populationen entstammen nicht demselben Bohrkern. Hier können daher Punkt 2, 3 und 6 als Ursache für diese Erscheinung ausgeschlossen werden. Es ist jedoch nicht zu entscheiden, ob es sich hierbei um die Auswirkung sekundärer Einflüsse (Punkt 5), um modifikative Veränderungen (Punkt 4) oder um eine kurzfristige Verschärfung der Selektionsbedingungen handelt, die ancestrale Varianten zeitweise reduziert, ohne den Genbestand selbst wesentlich zu verändern (Punkt 1); eine endgültige Klärung dieser Frage muß offen bleiben.

Insgesamt ist die Entwicklung der *Haplophragmium-* und *Triplasia*-Formen etwa folgendermaßen abgelaufen: Die ancestrale Linie der Haplophragmien (linke Seite in Abb. 23) ist im Laufe des Ober-Valendis mit recht stark besetzten Häufigkeitsmaxima vertreten, im Unter-Hauterive dagegen tauchen nur ab und zu noch wenige Exemplare dieser Gruppe auf, die aber immerhin zeigen, daß die Art auch nach der Abtrennung der Triplasien noch persistiert.

Die *georgsdorfensis*-Populationen entwickeln sich seit dem obersten Ober-Valendis gleichmäßig und ohne auffällige Schwankungen in der Evolutionslinie. Sie entstehen aus der *Triplasia pseudoroemeri*-Gruppe etwa 100.000 - 200.000 Jahre vor der Wende Valendis/Hauterive und entwickeln sich von da an als selbständiger Zweig bis an die Grenze Hauterive/Barrême. Ihr genaues Ursprungsgebiet ließ sich nicht mit Sicherheit feststellen. Im Raum von Georgsdorf, wo sie nach unseren Untersuchungen schon im höchsten Ober-Valendis auftraten, scheint ein gleitender Übergang von den Haplophragmien zu den progressiven Triplasien zu fehlen. In den anderen beiden Gebieten (Braunschweiger Bucht und Stadthagen) ist zwar eine allmähliche Entwicklung von primitiven Haplophragmien bis zu progressiven *pseudoroemeri*-Formen vorhanden, die mit ihren Extremvarianten morphologisch oft schon weit in den Bereich der *Triplasia georgsdorfensis* hineinreichen; aber diese Evolution findet im Ober-Valendis statt, während die erste *Triplasia georgsdorfensis*-Population im Raum von Georgsdorf bereits auftritt. Es ist also zu vermuten, daß zur Zeit des Ober-Valendis in vielen Teilen des Niedersächsischen Beckens eine Entwicklung von *Haplophragmium subaequale* zu *Triplasia georgsdorfensis* stattgefunden hat; an einer Stelle, die vorläufig noch nicht genau bekannt ist, läuft diese Entwicklung schnel-

ler ab als in den anderen Teilen des Beckens; die progressiven Formen breiten sich von dort über das gesamte Niedersächsische Becken aus, wobei sie die Dezimierung oder sogar die Ausmerzung ihrer primitiven Konkurrenten hervorrufen oder zumindest beschleunigen.

In Trinidad (Bartenstein, Bettenstaedt und Bolli 1957) und in Algerien (Sigal 1952) wird *Triplasia georgsdorfensis* über ihre stratigraphische Verbreitung in Nordwestdeutschland hinaus auch im Barrême noch gefunden. Die *georgsdorfensis*-Formen von Trinidad sind entsprechend ihrer statigraphischen Höhe (Mittel-Barrême) sehr progressiv ausgebildet. Degegen entsprechen die aus Algerien beschriebenen Gehäuse insofern nicht den Erwartungen, als sie trotz ihres jüngeren Alters (Hauterive bis Barrême) morphologisch recht ancestrale Vertreter ihrer Art zu sein scheinen. Möglicherweise handelt es sich hier um Relikt-Formen, deren primitiver Charakter sich wegen ihrer geographischen Abgeschlossenheit erhalten hat; oder wir haben einen Entwicklungszweig der Triplasien vor uns, der mit dem norddeutschen Rassenkreis keine unmittelbare Verbindung hat. Genaueres läßt sich nicht sagen, da Sigal (1952, S. 15) nur eine kurze Diagnose und eine Zeichnung gibt, die eine eingehendere Überprüfung dieser Frage nicht zulassen.

Triplasia pseudoroemeri bildet im Untersuchungsgebiet eine Übergangsgruppe zwischen den beiden anderen Arten, ohne selbst einen dauerhaften Entwicklungszweig auszubilden. Populationen dieser Art enthalten häufig neben ihren dreikantigen Mittelvarianten auch primitive Einzelformen mit den Merkmalen von *Haplophragmium* und gleichzeitig progressive Varianten, die morphologisch der Art *Triplasia georgsdorfensis* entsprechen. Diese Formen sind schon zu Beginn des untersuchten Zeitraums vorhanden und treten bis zur Valendis/Hauterive-Grenze relativ häufig auf; im Unter-Hauterive werden *pseudoreomeri*-Gehäuse dagegen nur noch vereinzelt als Extremvarianten von *georgsdorfensis*-Populationen angetroffen; als selbständige Art sind sie zu dieser Zeit bereits erloschen.

Im Ober-Valendis scheinen — wenigstens zu Anfang — alle drei Arten noch untereinander kreuzbar gewesen zu zein; zumindest stand die Mittelgruppe der *Triplasia pseudoroemeri*-Formen mit ihren beiden Nachbar-Arten im Genaustausch, da die Populationskurven bis zur Obergrenze des Valendis noch ununterbrochene morphologische Übergangsreihen erkennen lassen. Mit dem Aussterben der *pseudoroemeri*-Gruppe ist jedoch die Verbindung der Triplasien zu den Haplophragmien unterbrochen; beide Arten laufen nun als getrennte Äste nebeneinander her. Die gesamte Abspaltung der *georgsdorfensis*-Formen bis zu ihrer genetischen Verselbständigung geht als kontinuierlicher, lückenloser Übergang von einer Gattung zur anderen in einem Zeitraum von ungefähr 500.000 Jahren vor sich, in derselben Weise, wie sich die Gattung *Spiroplectinata* im Alb von *Gaudryina dividens* abspaltet, die aller-

---

Abb. 23

Darstellung der Evolution der *Haplophragmium-Triplasia*-Gruppe in der Astierien-, Arnoldien- und *noricum*-Zone unter Verwendung der Populationskurven. Sämtliche verwendeten Populationen sind berücksichtigt. Ordinate: Zeitskala für das Stadthagener Gebiet=A, für die Braunschweiger Bucht=B (Bohrung Lehrte 26) und für das Emsland=C (Bohrung Georgsdorf 31); Abszisse: Eindellungsmaß der Gehäuse. Populationskurven von Populationen aus dem Emsland: starke Linien, aus der Braunschweiger Bucht: schwache Linien, aus dem Stadthagener Gebiet: gestrichelte Linien. I: *Haplophragmium subaequale*, II: *Triplasia pseudoroemeri*, III: *Triplasia georgsdorfensis*. Im oberen Teil der Darstellung sind die Gehäusequerschnitte eingezeichnet. Die « Kurvengebirge » stellen die Entwicklungslinien der *Haplophragmium-Triplasia*-Gruppe dar. Zur Darstellungsart vgl. Trevisan (1949) nach Simpson 1953, S. 387).

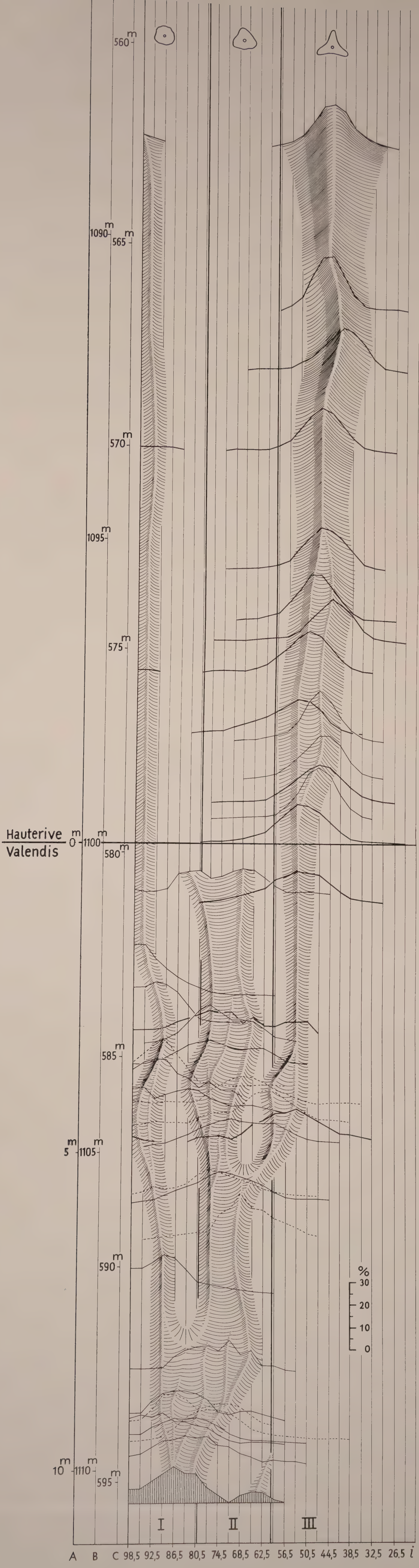
m
560
m
1090
m
565
m
570
m
1095
m
575
Hauterive
Valendis
m
0
m
1100
m
580
m
585
m
5
m
1105
m
590
%
30
20
10
0
m
10
m
1110
m
595
I
II
III
A
B
C
98,5
92,5
86,5
80,5
74,5
68,5
62,5
56,5
50,5
44,5
38,5
32,5
26,5
l

Abb. 23

dings die doppelte Zeit für diese Entwickung benötigte (vgl. Grabert 1959).

Von den drei von Grabert (1959, S. 50 ff.) eingehend diskutierten Entwicklungsmodi Artumwandlung, Artabspaltung und Differenzierung sind nur die ersten beiden in der untersuchten *Haplophragmium-Triplasia*-Gruppe verwirklicht; Artumwandlung und Artabspaltung sind in den fünf aufeinander folgenden Stadien des historischen Entwicklungsablaufs zwei- bzw. dreimal vor sich gegangen (vgl. Abb. 22 und 23):

1) *Artumwandlung* von *Haplophragmium subaequale* durch allmähliche Vergrößerung der Variationsbreite; es kommt zur Ausbildung der « Wurzelgruppe ».

2) Beginnende *Artabspaltung* durch Divergenz der « Wurzelgruppe » in einen ancestralen und einen progressiven Zweig (isolierte Populationen im gleichen Meeresraum); es kommt zur Ausbildung der ersten *pseudoroemeri*-Populationen.

3) Erneute *Artabspaltung* durch Entwicklung einer progressiven Nebenlinie aus dem *pseudoroemeri*-Zweig; es kommt zur Ausbildung der ersten *georgsdorfensis*-Populationen.

4) Vollendung der *georgsdorfensis-Abspaltung* durch Aussterben der vermittelnden *pseudoroemeri*-Populationen, die offensichtlich durch die konkurrenzüberlegenen *georgsdorfensis*-Formen ausgemerzt wurden. Das persistierende *Haplophragmium subaequale* und die neu entwickelte *Triplasia georgsdorfensis* bestehen nunmehr als genetisch getrennte, selbständige Arten nebeneinander.

5) *Artumwandlung* von *Triplasia georgsdorfensis* in Richtung auf weiterhin zunehmende Eindellung und abnehmende Variationsbreite der Populationen; unveränderte Persistenz von *Haplophragmium subaequale*.

Die beobachtete Artumwandlung besteht — wie oben erwähnt — in einer nahezu gleitende Änderung des Genbestandes einer Population. Diese kommt durch das Zusammenwirken von richtungslosen Mutationen und richtungsbestimmender Selektion zustande, wobei erstere gewissermaßen den « Rohstoff » für die Evolution bilden oder das « Evolutionsmaterial, mit dem die anderen Faktoren arbeiten » (Ludwig 1954, S. 679). Da alle Lebewesen an ihre Umwelt mehr oder weniger gut angepaßt sind, wirkt sich der überwiegende Teil der mutativen Änderungen schädlich aus; die betreffenden Mutanten werden von der Selektion ausgemerzt. Bei Untersuchungen an fossilem Material treten solche Formen daher überhaupt nicht in Erscheinung. Einige Mutationen sind selektiv indifferent; entsprechend veränderte Individuen existieren neben den « Normalformen », ohne daß sie einen sichtbaren Vor- oder Nachteil gegenüber der Hauptmenge der Population haben. Beispiele hierfür sind auch unter den bearbeiteten Triplasien und Haplophragmien mehrfach gefunden worden; sie wurden bereits am Anfang dieses Kapitels besprochen. In sehr seltenen Fällen bieten die mutativen Veränderungen den Tieren Vorteile gegenüber den übrigen Varianten. Diese Mutanten setzen sich in den Populationen mit der Zeit durch; ihr Anteil wird im Verlauf der Entwicklung größer auf Kosten der unveränderten Varianten, bis diese schließlich ganz verdrängt sind. Bei den einzelnen Mutationen handelt es sich offenbar um sehr kleine Änderungen, die gleitenden Umwandlungen nahekommen; erst die Summierung vieler kleiner Mutationsschritte führt bei den vorliegenden Gehäusen zur Bildung von neuen Formen, die der Ausgangsart gegenüber so verschieden sind, daß sie auch systematisch von dieser getrennt werden müssen. In unserem Fall wird — wie schon mehrfach erwähnt — der runde Gehäusequerschnitt allmählich bis zu einer völlig neuen Form verändert. Da die ancestralen *subaequale*-Formen zum größten Teil und die *pseudoroemeri*-Individuen vollständig von den progressiven *georgsdorfensis*-Mutanten verdrängt werden, müssen letztere besser an die benthonische Lebensweise angepaßt sein

als ihre primitiveren Vorfahren. Ihr Vorteil liegt offenbar in einer Vergrößerung der Gehäuseoberfläche. Diese wirkt sich möglicherweise günstig für den Nahrungserwerb aus, da die breiter und « sperriger » gebauten Gehäuse vermutlich nicht so tief in den Schlamm einsinken wie die zylindrischen Haplophragmien und daher einen größeren Anteil an der Nahrung erhalten. Die Oberflächenvergrößerung der Gehäuse hätte in diesem Falle dieselbe Wirkung wie bei der *Gaudryina-Spiroplectinata*-Gruppe des Ober-Apt und Alb (vgl. Grabert 1959, S. 54). Dieser Vorteil gilt jedoch nur, wenn vorausgsetzt wird, daß sich unsere benthonisch lebenden Foraminiferen ausschließlich oder überwiegend von abgestorbenem Plankton ernähren. Es ist ferner denkbar, daß eine Beziehung zwischen der Gehäuseform und dem austretenden Protoplasma besteht. Außenplasma wurde bisher allerdings vorwiegend bei planktonischen Foraminiferen beobachtet. Hierfür sind Unterkunftsstellen und Schutzraum auf der Schale vorteilhaft (Kaever 1961, S. 399-400), die bei den progressiven Formen mit ihren nischenartigen Eindellungen eher gegeben waren als bei den Vorfahren mit rundem Querschnitt.

Von Interesse ist in diesem Zusammenhang der Selektionskoeffizient s, der ein Maß für die Überlegenheit der besser ausgerüsteten *georgsdorfensis*-Formen über ihre ancestralen Konkurrenten darstellt. Der Selektionskoeffizient einer Tiergruppe wird ausgedrückt durch den prozentualen Zuwachs pro Generation bei gleichbleibender Nachkommenzahl der Vergleichsgruppe (Ludwig 1954, S. 670; Dobzhansky 1958, S. 128 ff.). Um zu berechnen, wie groß der Selektionsvorteil der progressiven Gehäusetypen gegenüber den ancestralen Varianten ist, werden die 24 Klassen, in die die untersuchten Formen nach ihrem Gehäusequerschnitt geordnet sind, in zwei Varianten-Gruppen unterteilt: Gruppe I umfaßt die Index-Klassen 65,5 - 98,5 und wird charakterisiert durch den Querschnittsindex 82,0; Gruppe II reicht von i = 29,5 - i = 62,5 mit dem mittleren Index-Wert i = 46,0. Zugrunde gelegt werden die Populationskurven a und e der Abb. 2, die für die Gesamtentwicklung als repräsentativ gelten können. Population a aus dem Ober-Valendis wird von 57 Individuen gebildet, von denen 56 der ancestralen Gruppe I und ein Exemplar der progressiven Gruppe II zuzurechnen ist. In Kurve e aus dem Unter-Hauterive ist das Verhältnis gerade umgekehrt; von 185 Triplasien gehören 184 Gruppe II an, während ein Exemplar zu Gruppe I gerechnet werden muß. (Die Zahlen sind den Ausgleichswerten der Kurven entnommen.) Die beiden Populationen sind rund 500.000 Jahre voneinander getrennt (vgl. Tab. 20).

Gruppe: / Population:	I i = 82,0	II i = 46,0	I i = 82,0	II i = 46,0
e	1	184	100	18400
a	56	1	100	1,8

Tab. 20. Entwicklung einer ancestralen Variantengruppe (I; i = 82,0) und einer progressiven Gruppe (II; i = 46,0) in den beiden Populationen a (= Lehrte c) und e (= Höver a). Population a ist rund 500.000 Jahre älter als Popuation e (vgl. Abb. 2). Linke Seite: Tatsächliches Zahlenverhältnis der Populationen; rechte Seite: Umgerechnete Werte für Gruppe II bei gleichen Werten für Gruppe I (vgl. Text).

Um den Selektionsvorteil der progressiven Gruppe II berechnen zu können, sei die ancestrale Gruppe I als gleichbleibende Standard-Gruppe angesehen; sie wird auf 100 Individuen für beide Populationen festgelegt. Da die Verhältnisse der beiden Gruppen zueinander in den Populationskurven a und e aufrecht erhalten werden müssen, werden nun die Werte für Gruppe II entsprechend verändert; sie betragen 1,8 für Kurve a und 18 400 für e (vgl. Tab. 20, rechte Seite) Jetzt kann der prozentuale Wert berechnet werden, um den die progressive Gruppe II bei gleichbleibender Individuenzahl der Gruppe I pro Generation zunimmt, um im Verlauf von 500.000 Jahren (= mindestens 500.000 Generationen) von 1,8 auf 18 400 Individuen anzusteigen (Selektionswert). Die Rech-

nung wird mit einer Zinseszins-Formel durchgeführt.

$$Z = A \cdot q^n ;$$

$$Z = A \cdot \left(1 + \frac{s}{100}\right)^n ;$$

$$s = 100 \cdot \sqrt[n]{\frac{Z}{A}} - 100 ;$$

$$s = 100 \cdot \sqrt[5 \cdot 10^5]{\frac{18400}{1{,}8}} - 100 ;$$

$$s = 2 \cdot 10^{-3} \,\%.$$

Z = Zahl der Individuen am Ende der Entwicklungszeit = 18400;

A = Zahl der Individuen zu Beginn der Entwicklungszeit = 1,8;

n = Zahl der Jahre der Entwicklungszeit = Anzahl der Generationen = 500000 (Mindestwert);

$q = 1 + \frac{s}{100}$

s = Selektionsfaktor

Pro Generation nimmt die progressive Varianten-Gruppe II um 0,002% zu, wenn Gruppe I als gleichbleibend angesehen wird; oder anders ausgedrückt: Besteht jede Gruppe in der Eltern-Generation aus 100.000 Individuen, so bleibt die ancestrale Gruppe I auch in der Tochter-Generation 100.000 Individuen stark, während die selektiv bevorteilte Gruppe II 100.002 Nochkommen hat. Der Selektionsvorteil der progressiven Mutanten gegenüber den ancestralen Exemplaren ist also denkbar gering. Ludwig (1954, S. 670-671) rechnet in einigen theoretischen Beispielen mit s = 1%, bemerkt dazu aber, daß « auch 10mal kleinere Vorteile noch evolutorisch effektvoll wären ». Tatsächlich reicht bei den langen erdgeschichtlichen Zeiträumen ein noch weitaus kleinerer Selektionswert aus, um den progressiven Formen ein allmähliches Übergewicht zu verschaffen, das - da Lebensraum und Nahrungsmenge mehr oder weniger konstant bleiben - bis zur fast vollständigen Ausmerzung der ancestralen Varianten-Gruppe führt. Es bestätigt sich also, daß «ein muntantes Allel sein normales Ausgangsallel in einer Population verdrängen muß, wenn es ihm gegenüber auch nur den geringsten Selektionsvorteil bezitzt, auch wenn seine Anfangskonzentration noch so gering ist » (Lüers 1960, S. 88).

Zusätzlich kompliziert wird das bisher entworfene phylogenetische Bild durch das Auftreten zweikantiger, flacher sowie vierkantiger Formen (« Flabellamminen » und « Tetraplasien »). Beide Ausbildungen sind durch so mannigfache Übergangsformen mit der Hauptmasse der dreikantigen Triplasien bzw. der Haplophragmien verbunden, daß eine selbständige systematische Stellung dieser Nebenausbildungen nicht gerechtfertigt erscheint (vgl. Kap. B).

Bei den vierkantigen Varietäten dieser Formengemeinschaft ist die enge genetische Verbindung zu ihren dreikantigen Verwandten besonders eindeutig. Aufgrund der stets vorhandenen und immer wieder auftretenden Übergangsformen kommt man zu dem Schluß, daß die « Tetraplasien » stets von neuem aus der dreikantigen Hauptgruppe hervorgehen, ähnlich wie in der heutigen Wirbeltier-Fauna viele Arten immer wieder Albinos mutativ ausbilden, die jedoch im allgemeinen der Selektion sofort zum Opfer fallen. Auch die vierkantigen Triplasien konnten sich offensichtlich nicht durchsetzen; sie blieben in der Minderzahl und bildeten mit wenigen Prozent Anteil an der Gesamtpopulation eine « Luxusvarietät », die es nie zur Ausbildung einer eigenen Population und zu einer selbständigen, durchgehenden Entwicklungslinie brachte.

Die flachen, zweikantigen Formen scheinen bereits vor dem untersuchten Zeitraum direkt aus den Haplophragmien hervorgegangen zu sein; denn sie sind sowohl im Raum von Lehrte als auch im Gebiet von Stadthagen schon in den tiefsten Proben vertreten. Sie bleiben während ihrer gesamten Entwicklung in genetischem Zusammenhang mit ihren im Querschnitt dreieckigen bzw. runden Verwandten . Verglichen mit der vierkantigen Varietät konnten sie sich der

Hauptmasse der dreikantigen Formen gegenüber eine Zeitlang besser behaupten; sie machten in manchen Populationen aus der Tongrube bei Stadthagen immerhin bis zu einem Drittel der gesamten Individuenzahl aus. Es handelte sich bei ihnen also offensichtlich um eine Art *in statu nascendi;* doch bevor sie sich zu einer selbständigen, voll ausgebildeten Art entwickeln konnten, wurden sie von den fortschrittlicheren und offensichtlich besser angepaßten *georgsdorfensis*-Formen verdrängt, die sich ungefähr zur gleichen Zeit entwickelt hatten. Immer wieder auftretende Übergangsbildungen zu den primitiven Haplophragmien sowie ständig neu erscheinende Verbindungsglieder zu den dreikantigen Triplasien lassen auch für diese Gruppe eine ununterbrochene iterative Neubildung als gegeben erscheinen.

Betrachtet man die Frage iterativer Neubildung verwandter Formen in einem etwas größeren Rahmen, so zeigt sich zunächst, daß bei vielen *Triplasia*-Arten ähnliche Übergangsbildungen beobachtet werden wie in dem hier untersuchten Material. Von den 35 von Loeblich & Tappan (1952) beschriebenen gültigen *Triplasia*-Arten werden 12 genannt, die ausschließlich dreikantige Formen ausbilden, 10 Arten entwickeln außerdem vierkantige Varietäten, eine weitere Art neben der dreikantigen Normalform auch noch flache, « *Flabellammina* »-artige Gehäuse, und von 11 Spezies ist die Bildung sowohl flacher wie auch dreikantiger und vierkantiger Triplasien bekannt; eine Art endlich (*Triplasia hungarica* (Majzon 1948)) ist nur in der vierkantigen Ausbildung beschrieben. Die Entstehung aller drei Formen gleichzeitig ist sowohl bei der ältesten, liasischen *Triplasia kingakensis* Loeblich & Tappan 1952 als auch bei der rezenten *Triplasia variabilis* (Brady 1884) bekannt. Auch *Triplasia loeblichi* Hagn 1953 aus dem Mittel- und Ober-Eozän bildet alle drei Varietäten aus.

Die Abspaltung von *Triplasia pseudoroemeri* aus *Haplophragmium subaequale* ist ebenfalls nicht ein so ausgesprochener Sonderfall, wie es zunächst erscheint. Hecht (1938) bildet aus dem Ober-Hauterive sechs Exemplare von « *Haplophragmium D 11* » ab (Taf. 18 b, Fig. 92-97), von denen fünf im Nomenklator von Bartenstein (1952 b) als « *Haplophragmium suprajurassicum* » bezeichnet werden, während ein dreikantiges Individuum zu *Triplasia pseudoroemeri* gestellt wird. Wie bereits in Kap. B ausgeführt, gehören diese sechs Gehäuse jedoch einer gemeinsamen Population an; das dreikantige Einzelexemplar ist als iterativ gebildete progressive Extremvariante einer *Haplophragmium subaequale*-Population aus dem Ober-Hauterive anzusehen. Auch im Unter-Hauterive und Valendis bilden sich offensichtlich wiederholt dreikantige Exemplare in *Haplophragmium*-Populationen aus. Bettenstaedt & Wicher (1943, S. 110) geben einen « *Ammobaculites sp.* » (= *Haplophragmium subaequale,* vgl. Kap. B) aus Volkensen an, für den eine dreieckig abgeplattete Endkammer (mit Lochmündung) charakteristisch sei, und schreiben dann weiter: « Derartige Arten werden aber nach unseren heutigen Kenntnissen vom Unterhauterive bis zu den Polyptychiten-Schichten beobachtet. . . ». Andererseits sind relativ progressive *georgsdorfensis*-Gehäuse bereits vor der Entstehung der entsprechenden Unter-Hauterive-Formen vorhanden; Bartenstein & Brand (1951) beschreiben « *Triplasia emslandensis acuta* » aus dem Grenzbereich der mittleren zu den oberen Dichotomiten-Schichten, und Lutze (1960) fand *Triplasia georgsdorfensis*-ähnliche Gehäuse bereits im Callovien (« *Tr. cf. emslandensis* »). Weitere entsprechende Funde liegen aus dem Schweizer Faltenjura vor (Bartenstein & Burri 1954), wo *Triplasia pseudoroemeri* und *Tr. georgsdorfensis* bereits in den unteren Marnes d'Arzier (= unteren Dichotomiten-Schichten) vorkommen. Alle diese Beobachtungen lassen vermuten, daß die Triplasien sich mehr als einmal neu gebildet haben. In der Literatur findet man überdies mehrfach Hinweise darauf, daß Verbindungen dieser Gattung zu den im Querschnitt runden Haplophragmien tatsächlich

öfter beobachtet worden sind. Keller stellte für *Triplasia abkhasicus* (Keller 1946) eine Verwandtschaft zu *Haplophragmium aequale* (Roemer 1841) fest. Allerdings erscheint diese Verbindung nicht ganz zutreffend, da *Haplophragmium aequale* im Ober-Hauterive und Barrême vorkommt, *Triplasia abkhasicus* aber erst im Senon. Jedenfalls hat aber die Kellersche Spezies einen so plumpen Querschnitt, daß er selbst sie der Gattung *Haplophragmium* zugeordnet hatte.

Auch die Entstehung « *Flabellammina* »-artiger Gehäuse aus *Haplophragmium subaequale* ist kein Einzelfall. So bildet z.B. *Haplophragmium aequale* im Ober-Hauterive immer wieder abgeflachte Gehäuse aus, die im Gebiet von Georgsdorf zu Beginn des Unter-Barrême häufig werden und schließlich die im Querschnitt runden Formen ablösen. Bartenstein (1952 c) sah darin morphologisch unterschiedliche Ausbildungen der mikro- und makrosphärischen Generation. Dagegen spricht jedoch, daß diese Gehäuse nach den bisherigen Erfahrungen nur im Raum Georgsdorf gehäuft auftreten. Handelte es sich um eine Generationsform, so müßten flache Ausbildungen ohne lokale Begrenzung regelmäßig und in größerer Menge vorkommen. Aus demselben Grunde sind auch modifikative Änderungen als Ursache für die Abplattung der Gehäuse nicht wahrscheinlich. Sekundäre Formveränderungen kommen ebenfalls nicht in Frage, da die Begleitfauna weder chemisch noch mechanisch angegriffen ist. Es dürfte sich also hierbei um eine Verschiebung der Genhäufigkeiten handeln, die zur Bildung einer neuen Rasse (oder Art?) führte, wobei die flachen Formen ihren im Querschnitt runden Konkurrenten offenbar überlegen waren und diese wohl allmählich verdrängt haben. Der Modellfall von Stadthagen aus dem höchsten Ober-Valendis hätte sich demnach im tiefsten Unter-Barrême an einer Nachbar-Art wiederholt. Während aber die Entwicklung in Stadthagen durch das Auftreten progressiver *georgsdorfensis*-Formen unterbrochen wurde, konnte sie hier ungestört ablaufen.

Weitere Beispiele für die Ausbildung flacher Varianten zu zylindrischen « Normalformen » finden sich auch bei anderen Lituoliden, so bei *Haurania amiji* Henson 1948 aus Trias oder Jura des Irak (Henson 1948, S. 12): « . . . test approximately cylindrical with the nepionic spiral stage, often slightly flattened parallel to the axis at one end, and a strongly-convex terminal septum at the other . . . ». Auch *Lituola cf. nautiloidea* (Lamarck 1804) aus dem Infravalanginien Arabiens zeigt entsprechende Übergangsbildungen (Henson 1948, S. 10): « . . . test crozier-shaped with a pronounced serial stage of at least four chambers which are circular or broadly elliptical in cross-section . . . ».

Einen Parallelfall zu unserer *Haplophragmium-Triplasia*-Gruppe bildet offensichtlich der zylinderförmige *Ammobaculites humboldti* (Reuss 1851) aus dem Eozän und Oligozän, zu dem Andrae zwei neue Varietäten beschreibt, das dreikantige « *Haplophragmium* » *humboldti* Reuss var. *trigonia* Andrae 1890 und das flach ausgebildete « *H.* » *humboldti* var. *latum* Andrae 1884. Liebus (1911, S. 76-77) bildet darüber hinaus eine vierkantige Form ab (« *Haplophragmium Andraei* n. sp. »). die er eng an die *latum*-Varietät von Andrae anschließt; er lehnt jedoch eine Verbindung zwischen dieser und « *H.* » *humboldti* ab. Von Loeblich & Tappan (1952) wurden die dreikantige und vierkantige Gehäuseausbildung der Gattung *Triplasia* zugerechnet und von *Ammobaculites humboldti* getrennt. Unserer Ansicht nach gehören alle vier Formen genentisch eng zusammen; ob sie darüber hinaus auch eine gemeinsame Art bilden, ist ohne Einsicht in das Originalmaterial nicht zu entscheiden.

Ein derartig lückenloser Übergang von im Querschnitt runden Formen zu zwei-, drei- und vierkantigen Gehäuseausbildungen ist jedoch durchaus nicht auf die hier besprochenen agglutinierenden Lituoliden beschränkt; ähnliche Tendenzen lassen sich auch bei kalkschaligen Foraminiferen, z. B. bei den uniserialen Lageniden relativ häufig beobachten. Aus der flachen, zweikantigen

Frondicularia entwickelt sich die dreikantige *Tribrachia*, die ihrerseits wieder vierkantige Gehäuse ausbilden kann; von *Citharina* bzw. *Citharinella* sind dreikantige Formen bekannt, von *Flabellinella* drei- und vierkantige Ausbildungen; *Nodosaria* entwickelt sich zu *Tristix* und *Quadratina*, abgesehen davon, daß auch schon *Nodosaria tetragona* Reuss 1860, *N. orthopleura* Reuss 1863 und *N. prismatica* Reuss 1860 als kantige Ausbildungen dieser sonst im Querschnitt runden Gattung entsprechende Entwicklungstendenzen erkennen lassen (Bartenstein 1952 a). Bei allen diesen Formen treten offensichltich Mutationen auf, die eine Kantenausbildung bzw. eine Kantenvermehrung zur Folge haben; es geschieht dort also im Prinzip dasselbe wie bei der *Haplophragmium-Triplasia*-Gruppe.

Die bei den Lituoliden und den ähnlich gebauten kalkschaligen Lageniden beobachteten Erscheinungen lassen sich auch bei anders gestalteten Foraminiferen feststellen. Henson (1948, S. 71) erwähnt Übergangsbildungen bei der Gattung *Orbitolina*: « Some variation during growth may be found within a single individual . . . », und schließt daraus, die Arten der Gattung *Orbitolina* seien « somewhat plastic », die Populationen gehörten zu einem einzigen « ' plexus of decent ' within which we have been able to recognize certain morphological ' species ' and ' varieties '. . . . . No doubt we see here the effects of selection upon a closely knit complex of mutants and hybrids . . . ». Dennoch seien diese Sonderentwicklungen von einer Gesamtevolution überlagert: « There are certain progressive trends of development which seem to affect Middle Eastern populations of the genus *Orbitolina* as a whole, irrespective of specific differences ». Henson kommt hier also zu den gleichen Ergebnissen, wie wir sie bei unserer Lituoliden-Gruppe festgestellt haben.

Aus allen diesen Beobachtungen und Vergleichen ergibt sich, daß die Entwicklung der *Haplophragmium-Triplasia*-Gruppe mit ihren Seitenzweigen, Sonderformen und Nebenausbildungen als die Evolution eines « Formenpools » angesehen werden kann, der im Laufe seiner Phylogenie insgesamt bestehen bleibt, stets von neuem jedoch einzelne Zweige morphologisch distinkter Arten entwickelt, die den genetischen Zusammenhang mit der Hauptlinie verlieren, eine begrenzte Zeit existieren und dann aussterben. Ein Modellfall für derartige Abzweigungen wurde in der vorliegenden Arbeit untersucht; hier ist es die Art *Triplasia georgsdorfensis*, die sich im Ober-Valendis von *Haplophragmium subaequale* abspaltet, sich selbständig weiterentwickelt und im Hauterive als eigene Art existiert, um dann im Laufe des Barrême zu verlöschen.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Thema der vorliegenden Arbeit bestand in der Untersuchung der phylogenetischen Zusammenhänge zwischen Arten der Gattungen *Haplophragmium* und *Triplasia* aus der tieferen Unterkreide Nordwestdeutschlands (Valendis und Hauterive). Der marine Lebensraum der benthonisch lebenden Lituoliden-Gruppe wird in einem gesonderten Kapitel dargestellt. Bei den untersuchten Foraminiferen handelt es sich um dreikantige, vierkantige, flache und im Querschnitt runde Formen, die bisher z.T. als eigene Gattungen (« *Tetraplasia* » und « *Flabellammina* ») abgetrennt waren. In Übereinstimmung mit Loeblich & Tappan (1952), Hagn (1953) und Ziegler (1959) wird « *Tetraplasia* » sowie übereinstimmend mit Ziegler (1959) « *Flabellammina* » als Gattungsname für die hier untersuchten Arten eingezogen. Die entsprechenden Formen sind als Varianten *Triplasia pseudoroemeri* und *Tr. georgsdorfensis* zuzuordnen, während *Haploghragmium* als eigene Gattung beibehalten wird. Die Unterart « *Triplasia emslandensis acuta* » stellt eine Extremvariante von *Tr. georgsdorfensis* dar.

Zur Klärung der Phylogenie wird das Foraminiferenmaterial biometrisch und va-

riationsstatistisch auf verschiedene Merkmale hin untersucht. 40 Populationen mit insgesamt 4300 Haplophragmien und dreikantigen Triplasien aus dem Emsland und dem Raum Hannover werden auf ihren Eindellungsgrad hin sowie nach Länge und Breite (unter Berücksichtigung ihrer Kammerzahl) vermessen. Die Meßwerte des Gehäusequerschnitts sind in Populationskurven zusammengefaßt und zur Grundlage weiterer Untersuchungen gemacht, zumal auch die bisherigen Art- und Gattungsdiagnosen im wesentlichen auf diesem Merkmal beruhen. Um den phylogenetischen Zusammenhang zwischen den zeitlich geordneten Populationen zu veranschaulichen, werden die Parameter zu den Populationskurven — vor allem Mittelwert (bzw. Dichtemittel) und Streuung — miteinander verglichen. Besonders werden außerdem Übergangsbildungen berücksichtigt, die zwischen den im Querschnitt dreieckigen, viereckigen, flachen und runden Formen vermitteln.

Die Ergebnisse sind im Kapitel « Phylogenie » zusammengefaßt und wie folgt interpretiert: Von der seit dem mittleren Dogger bis zum Hauterive persistierenden Art *Haplophragmium subaequale* spaltet sich im höheren Ober-Valendis zunächst ein Ast dreikantiger Triplasien ab, der als *Triplasia pseudoroemeri* im wesentlichen bis zur Obergrenze des Valendis existiert, ohne den genetischen Zusammenhang mit der Wurzelgruppe der Haplophragmien zu verlieren. Von den Übergangsformen zweigt etwa 100.000 - 200.000 Jahre vor der Grenze Valendis/Hauterive die noch weiter entwickelte, stärker eingedellte *Triplasia georgsdorfensis* ab, die spätestens im Unter-Hauterive als selbständige Linie entwickelt ist und ohne genetische Verbindung zu den primitiven Haplophragmien bis zum Ober-Hauterive und außerhalb Nordwestdeutschlands (Algerien und Trinidad) bis zum Barrême weiterläuft. An der über rd. 900.000 Jahre zu verfolgenden Evolution der *Haplophragmium - Triplasia* - Gruppe sind die beiden Entwicklungsmodi Artumwandlung und Artabspaltung beteiligt. Es zeigt sich ein kontinuierlicher Übergang von einer Gattung zur anderen. Die phylogenetische Umwandlung geht auf einen Selektionsvorteil zurück, der nach einer Berechnung aufgrund der vorliegenden Entwicklung unerwartet klein ist (0,002%). Daneben entwikkeln sich im Valendis flache, zweikantige Formen, die mit *Haplophragmium subaequale* und *Triplasia pseudoroemeri* genetisch verbunden sind. Außerdem kommt es im Valendis und Hauterive zwar selten, aber wiederholt zu einer mutativen Neubildung vierkantiger Formen, die jedoch ebenfalls keine selbständigen Zweige ausbilden. Bei der Entwicklung von *Triplasia georgsdorfensis* aus *Haplophragmium subaequale* handelt es sich um einen Modellfall, der den komplizierten phylogenetischen Ablauf einer Artneubildung darstellt. An Hand von Beispielen kann gezeigt werden, daß gleichartige Abzweigungen mit z.T. ganz ähnlichen Endformen sowohl bei weiteren Lituoliden-Arten als auch bei Vertretern anderer Foraminiferen-Familien zu verschiedenen Zeiten vorgekommen sind.

LITERATURVERZEICHNIS

Albers, J., Taxonomie und Entwicklung einiger Arten von *Varginulina* D'ORB. aus dem Barrême bei Hannover (Foram.): Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, *21*: 75-112, 2 Taf., 30 Abb.; Hamburg, 1952.

Bartenstein, H., Die Trennung von Gattungen und Arten innerhalb der Lagenidae, ein Beitrag zur Problematik der Foraminiferen-Taxonomie: Senckenbergiana, *31*: 339-345, 3 Taf., 3 Abb.; Frankfurt a. M., 1950.

— Systematisch-taxonomische Bemerkungen zu den Foraminiferen-Gattungen *Tribrachia* Loeblich & Tappan, *Tetraplasia* Bartenstein & Brand und *Centenarina* Majzon: Paläont. Z., *26*: 248-254, 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart, 1952 (1952 a).

— Taxonomische Revision und Nomenklator zu Franz E. Hecht « Standard-Gliederung der Nordwestdeutschen Unterkreide nach Foraminiferen » (1938). Teil. 1 u. 2: Senckenbergiana, *33*: 173-183, 297-312; Frankfurt a. M., 1952 (1952 b).

— Taxonomische Bemerkungen zu den *Ammobaculites, Haplophragmium, Lituola* und verwandten Gattungen (For.): Senckenbergiana, *33*: 313-342, 7 Taf., 2 Abb., 1 Tab.; Frankfurt a. M., 1952 (1952 c).

— Taxonomische Revision der als *Eoflabellina* und *Flabellamminopsis* bezeichneten Foraminiferen: Paläont. Z., *29*: 170-176, 2 Taf.; Stuttgart, 1955.

Bartenstein, H. & Bettenstaedt, F., Marine Unterkreide (Boreal und Tethys): In: Leitfossilien der Mikropaläontologie, herausgegeben von einem Arbeitskreis deutscher Mikropaläontologen: 7 Taf., 8 Abb., 2 Tab.; Berlin (Borntraeger), 1962.

Bartenstein, H., Bettenstaedt, F. & Bolli, H. M., Die Foraminiferen der Unterkreide von Trinidad, B. W. I. 1. Teil: Cuche- und Toco-Formation: Eclog. geol. Helv., *50*: 5-67, 8 Taf., 3 Abb.; Basel, 1957.

Bartenstein, H. & Brand, E., New genera of Foraminifera from the Lower Cretaceous of Germany and England: J. Paleont., *23*: 669-672, 1 Abb.; Tulsa Okl., 1949.

— Mikropaläontologische Untersuchungen zur Stratigraphie des nordwestdeutschen Valendis: Abh. senckenb. naturf. Ges., *485*: 239-336, 25 Taf., 3 Abb.; Frankfurt a. M., 1951.

Bartenstein, H. & Burri, F., Die Jura-Kreide-Grenzschichten im schweizerischen Faltenjura und ihre Stellung im mitteleuropäischen Rahmen. Eine Untersuchung auf mikropaläontologischer Grundlage: Eclog. geol. Helv., *47*: 426-443, 2 Taf., 4 Abb.; Basel, 1954.

Bentz, A., Orogene und epirogene Bewegungen im Mesozoikum: Sitz.-Ber. geol. Landesanst., *2*: 93-106, 5 Abb.; Berlin, 1927.

Bettenstaedt, F., Stratigraphisch wichtige Foraminiferen-Arten aus dem Barrême vorwiegend Nordwest-Deutschlands: Senckenbergiana, *33*: 263-295, 4 Taf., 1 Tab.; Frankfurt a. M., 1952.

— Phylogenetische Beobachtungen in der Mikropaläontologie: Paläont. Z., *32*: 115-140, 3 Abb.; Stuttgart, 1958.

— Die stratigraphische Bedeutung phylogenetischer Reihen in der Mikropaläontologie: Geol. Rundsch., *49*: 51-69, 2 Abb.; Stuttgart, 1960.

— Evolutionsvorgänge bei fossilen Foraminiferen: Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, WEIGELT-Gedenkschrift, 22 Abb.; Hamburg, 1962.

Bettenstaedt, F. & Dietz, C., Tektonische und erdölgeologische Untersuchungen im Raum Lehrte östlich Hannover: Geol. Jb., *74*: 463-521, 1 Tab., 8 Abb:; Hannover, 1957.

Bettenstaedt, F. & Wicher, C. A. Der mikropaläontologische Nachweis von marinem Valendis auf der Pompeckj'schen Schwelle: Öl u. Kohle, *39*: 109-113, 1 Abb.; Berlin, 1943.

Brand, E., Neue Ergebnisse zur mikropoläontologischen Gliederung des nordwestdeutschen Dogger und Valendis: In: A. Bentz, Erdöl u. Tektonik in Nordwestdeutschland: 335-348, 15 Taf., 5 Abb., 1 Tab.; Hannover-Celle, 1949.

Breyer, F. & Lögters, H., Georgsdorf, ein Ölfeld im Emsland: In: A. Bentz, Erdöl u. Tektonik in Nordwestdeutschland: 257-276, 13 Abb.; Hannover - Celle, 1949.

Brinkmann, R., Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an mitteljurassischen Ammoniten über Artbegriff und Stammesentwicklung: Abh. Ges Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl., N.F., *13* (3): 249 S., 5 Taf., 56 Abb., 129 Tab.; Berlin, 1929.

— Abriß der Geologie: 1. Allgemeine Geologie; 2. Historische Geologie; Stuttgart (Ferdinand Enke), 1956 u. 1954.

Bubnoff, S. v., Geologie von Europa; Berlin, 1935.

Cushman, J. A., Foraminifera. Their Classification and Economic Use; Cambridge, Mass. (Havard University Press), 1950.

Dahlgrün, F., Die paläogeographischen Verhältnisse der Unterkreide des Erzlagers von Salzgitter: Jb. preuß. geol. Landesanst. Berlin (1926), *47*: 383-416, 2 Taf., 3 Abb.; Berlin 1926.

Dobzhansky, T., Die Entwicklung zum Menschen; Hamburg - Berlin (Paul Parey), 1958.

Eichenberg, W., Die Erforschung der Mikroorganismen, insbesondere der Foraminiferen der norddeutschen Erdölfelder. Teil I. 3. Folge. Foraminiferen aus dem Hauterive von Wenden am Mittellandkanal: Jber. niedersächs. geol. Ver. Hannover, *26*: 150-196, 8 Taf.; Hannover, 1934.

Glaessner, M. F., Principles of Micropalaeontology: First published 1945 Melbourne, first U.S.A. edition 1947, reprinted with corrections 1948.

Grabert, B., Phylogenetische Untersuchungen an *Gaudryina* und *Spiroplectinata* (Foram.) besonders aus dem nordwestdeutschen Apt und Alb: Abh. senckenb. naturf. Ges., *498*: 1-71, 3 Taf., 27 Abb., 3 Tab.; Frankfurt a. M., 1959.

Hagn, H., Beschreibung von *Triplasia loeblichi* n. sp. (Foram.) nebst Bemerkungen zu den Gattungen *Triplasia* und *Tribrachia*: Paläont. Z., *27*: 212-219, 1 Taf.; Stuttgart, 1953.

Hagn, H. & Ziegler, J., Zur Entstehung « pseudolabyrinthischer » Strukturen bei sandschaligen Foraminiferen: Paläont. Z., *31*: 66-77, 2 Taf.; Stuttgart, 1957.

Hecht, F., Standard-Gliederung der Nordwest-deutschen Unterkreide nach Foraminiferen: Abh.

senckenb. naturf. Ges., *443*: 1-42, 24 Taf., 1 Abb., 4 Tab.; Frankfurt a. M., 1938.

— Grundsätzliches zur Mikropaläontologie: In: A. Bentz, Erdöl u. Tektonik in Nordwestdeutschland: 360-364, 2 Abb.; Hannover - Celle, 1949.

Heermann, O., Der tektonische Nordrand des Hannoverschen Beckens: In: A. Bentz, Erdöl u. Tektonik in Nordwestdeutscland: 56-68, 6 Abb.; Hannover - Celle, 1949.

Henson, F.R.S., Larger imperforate Foraminifera of South-Western Asia. Families Lituolidae, Orbitolinidae and Meandropsinidae: Brit. Mus. nat. Hist., 1-127, 16 Taf., 16 Abb.; London, 1948.

Kaever, M., Morphologie, Taxionomie und Biostratigraphie von *Globorotalites* und *Conorotalites* (Kreide-Foram.): Geol. Jb., *78*: 387-438, 4 Taf., 8 Abb., 3 Tab.; Hannover, 1961.

Keller, G., Die stratigraphisch-fazielle Entwicklung der marinen Unterkreide im nordwestlichen Teutoburger Wald: Z. deutsch. geol. Ges., Jahrg. 1952, *104*: 474-498; Hannover, 1953.

Kölbel, H., Die tektonische und paläogeographische Geschichte des Salzgitterer Gebietes: Abh. Reichsamt. Bodenforsch., N. F., *207*: 1-100, 8 Taf., 33 Abb.; Berlin 1944.

Kraiss, A., Entwurf einer regionalen Tektonik von Schleswig-Holstein und Nordosthannover: In: A. Bentz, Erdöl u. Tektonik in Nordwesdeutschland: 47-55, 1 Abb.; Hannover - Celle, 1949.

Liebus, A., Die Foraminiferenfauna der mitteleocänen Mergel von Norddalmatien: Sitz.-Ber. math.-naturw. Kl. kaiserl. Akad. Wiss. Wien, Abt. I, *120*: 1-92, 3 Taf., 6 Abb.; Wien, 1911.

Loeblich, A. & Tappan, H., The Foraminiferal Genus *Triplasia* REUSS, 1854: Smiths. Misc. Coll., *117*: 1-61 8 Taf.; Washington 1952.

Ludwig, W., Die Selektionstheorie: In: G. Heberer, Die Evolution der Organismen, 1; Stuttgart (Gustav Fischer), 1954.

Lüers, H., Die moderne Evolutionsgenetik: Biol. Jh. 1960 Verb. deutsch. Biol. Iserlohn: 81-99; 1960.

Lutze, G. F., Zur Stratigraphie und Paläontologie des Callovien und Oxfordien in Nordwest-Deutschland: Geol. Jb., *77*: 391-532, 21 Taf., 20 Abb.; Hannover, 1960.

— Variationsstatistik und Ökologie bei rezenten Foraminiferen: Paläont. Z., *36* (3/4); Stuttgart, 1962.

Müller, A. H., Lehrbuch der Paläozoologie. 1. Allgemeine Grundlagen; Jena (Gustav Fischer), 1957.

Pokorny, V., Grundzüge der zoologischen Mikropaläontologie. 1.; Berlin (Deutsch. Verlag Wiss.), 1958.

Richter, R., Einführung in die Zoologische Nomenklatur durch Erläuterung der Internationalen Regeln; Frankfurt a. M. (Waldemar Kramer), 1948.

Riedel, L., Der Westrand der Pompeckj'schen Schwelle zur Kreidezeit in Hannover: Z. deutsch. geol. Ges., *90*: 26-41, 1 Taf.; Stuttgart, 1938.

— Zur Stratigraphie der tieferen Unterkreide, besonders in den Erdölgebieten: Jb. Reichsstelle Bodenforsch. (1939), *60*: 431-483, 1 Taf., 8 Abb.; Berlin, 1941.

— Zur Paläogeographie der Kreide in Nordwestdeutschland: Jb. Reichsstelle Bodenforsch. (1940), *61*: 7-19, 3 Abb.; Berlin, 1941.

Roll, A., Die strukturelle Entwicklung und die Geschichte der Salzstockbildung im Hannoverschen Becken: In: A. Bentz, Erdöl u. Tektonik in Nordwestdeutschland: 69-90, 1 Taf., 17 Abb.; Hannover - Celle 1949.

Seibold, E. & I., Revision der Foraminiferen-Bearbeitung C. Schwager's (1865) aus den Impressaschichten (Unterer Malm) Süddeutschlands: N. Jb. Geol. Paläont., Abh., *103*: 91-154, 1 Taf., 6 Abb.; Stuttgart, 1956.

Seitz, O., Über die Gliederung des Ober- und Mittel-Valendis in Nordwestdeutschland: Z. deutsch. geol. Ges., *101*: 137-145, 2 Tab.; Hannover, 1949.

— Aufgaben und wissenschaftliche Methoden: In: A. Bentz, Lehrbuch der angewandten Geologie. I. Allgemeine Methoden. 3. Paläontologische Untersuchungsmethoden. S. 279-302, 1 Abb., 2 Tab.; Stuttgart (Ferdinand Enke), 1961.

Sigal, J., Aperçu stratigraphique sur la Micropaléontologie du Crétacé. Monographies Régionales 1re Série: Algérie, No. *26*: 1-48, 1 Taf., 46 Abb., XIX, Congr. géol. internat.; Alger, 1952.

Simpson, G. G., The Major Features of Evolution: Columbia Biol. Ser., *17*: 1-134, 52 Abb., 28 Tab.; New York, 1953.

Schmidt, H., Die fazielle Einstufung fossilführender Sedimente: In: A. Bentz, Erdöl u. Tektonik in Nordwestdeutschland: 96-97; Hannover, - Celle, 1949.

Seitz, O., Eine Fauna aus dem transgredierenden Valendis nördlich Hildesheim. — Jb. preuß. geol. Landesanst., *48*: 427-428; Berlin, 1927.

Weber, E., Grundriß der biologischen Statistik; Jena (Gustav Fischer), 1957.

Wicher, C. A., Mikrofaunen aus Jura und Kreide insbesondere Nordwestdeutschlands: Abh. preuß.

geol. Landesanst., N. F., *193*: 1-16, 27 Taf., 4 Abb.; Berlin, 1938.

— Neues aus der angewandten Mikropaläontologie (IX). Rät, Valendis, terrestrische Unterkreide, Maastricht, Danien: Öl u. Kohle, *39*: 441-445; Berlin, 1943.

Wolburg, J., Schwellen und Becken im Emsland-Tektogen mit einem paläogeographischen Abriß von Wealden und Unterkreide: Beih. geol. Jb., *13*: 115 S., 36 Abb.; Hannover, 1953.

Zedler, B., Stratigraphische Verbreitung und Phylogenie von Foraminiferen des nordwesteutschen Oberhauterive: Paläont. Z., *35*: 28-61, 2 Taf., 8 Abb.; Stuttgart, 1961.

Ziegler, J. H., *Lituola grandis* (REUSS) aus dem Unter-Maastricht der Bayrischen Alpen. — Ein Beitrag zur Systematik der Stammesgeschichte der Lituolidae (Foram.); Stuttgart (Schweizenbart), 1959.

LEBENSLAUF

Am. 30. November 1926 wurde ich als Sohn des Studienassessors Thilo Gerhardt und seiner Ehefrau Margarete, geb. Kartheuser, in Stolzenau (Kreis Nienburg) geboren.

Von 1933 bis 1937 besuchte ich die Grundschule, anschließend die Oberschule in Goldap (Ostpreußen) und von 1938-1943 die Oberschule in Erfurt.

1943-1945 diente ich nacheinander als Luftwaffenhelfer, beim Arbeitsdienst und als Soldat.

1946 war ich Grundschullehrer in Erfurt, anschließend in Ammern bei Mühlhausen (Thüringen) und vom Herbst 1946 bis Frühjahr 1952 in Lengefeld (Kreis Mühlhausen), wo ich auch beide Lehrerprüfungen ablegte. Am 29. Juni 1949 bestand ich die Reifeprüfung an der Oberschule in Erfurt als Extranier.

Im Frühjahr 1952 verließ ich die Ostzone und begann an der Freien Universität Berlin mit dem Studium der Geographie, wechselte dann zum Hauptfach Geologie und legte am 15. Februar 1956 die Diplom-Vorprüfung und am 28. März 1960 die Diplom-Hauptprüfung in Geologie ab. Während des Studiums führte ich je ein Praktikum im Erzbergbau und im Steinkohlebergbau sowie mehrere Praktika in Mikropaläontologie durch.

Im Frühjahr 1963 war ich als Praktikant in der stratigraphischen Abteilung des Centre de Recherches der Société Nationale des Pétroles d'Aquitaine in Pau (Südfrankreich) tätig. Seit 1. August 1963 bin ich von der Deutschen Forschungsgemeinschaft mit der Durchführung einer palynologischen Forschungsarbeit beauftragt.

Meine Lehrer an der Freien Universität Berlin waren die Herren Professoren M. Richter, W. G. Kühne, R. Schönenberg, G. Bischoff (Geologie und Paläontologie), Heberer (Paläanthropologie), Hiller, K. R. Mehnert (Mineralogie), W. Ulrich, Günther (Zoologie), H. Lüers (Genetik), Drawert, Eckardt, Werdermann (Botanik) W. Behrmann, E. Fels, Quelle (Geographie), E. Lorenz, W. Lautsch, K. F. Jahr (Chemie), H. Lassen (Physik), Überreiter (Mathematik); die Herren Dozenten Dr. Thiergart (Palynologie), Dr. Kohler (Mineralogie), Dr. Kremper (Zoologie), Dr. Schulze (Botanik), Dr. Jensch (Geographie); und die Herren Gastprofessoren E. Kraus und C. E. Wegmann (Geologie).

INHALT

Seite

Einleitung 12

A. Paläogeographie und Verbreitung der Arten 13

B. Taxionomie 16

C. Biometrische Methodik 33

D. Erläuterung und Deutung der Variationskurven 45

E. Phylogenie 57

Zusammenfassung 70

Literaturverzeichnis 71